# annales de zoologie écologie animale

inra

AZEA9.2

# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.



Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, R. BOUCHET, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON, G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO.



**Rédaction des Annales**

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

***Annales agronomiques.***

— J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du sol, C. N. R. A.
— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

***Annales de l'Amélioration des Plantes.***

— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

***Annales de Phytopathologie.***

— J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

***Annales de Zoologie - Écologie animale.***

— E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherché agronomique.

***Annales de Zootechnie.***

— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

***Annales de Technologie agricole.***

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur scientifique du Centre de Recherches de Nantes, 44076 Nantes.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.
— A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

***Annales des Sciences forestières.***

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

***Annales de Génétique et de Sélection animale.***

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

***Apidologie*** (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

***Annales de Recherches vétérinaires.***

— P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès. Champanelle, 63110 Beaumont.

***Annales d'Hydrobiologie.***

— J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

***Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.*** Pour les « Annales de Biochimie animale, Biochimie, Biophysique », Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas.

— C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.



**ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION**

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

# annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1977

Vol. 9 . N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

*Ann. Zool. — Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 173.

# L'importance économique des aphides

Texte inédit, de Léon GAUMONT (1877-1929),
publié à l'occasion du centenaire de sa naissance

*Directeur de la Station entomologique de Chalette Montargis*

---

**Préface de E. BILIOTTI,**

Inspecteur général de l'I.N.R.A.

Nous publions aujourd'hui un texte inédit de l'un des fondateurs de l'Institut National de la Recherche agronomique, Léon Gaumont qui fut l'un des principaux collaborateurs de P. Marchal et qui peut être considéré comme un des pionniers de la Zoologie agricole en France. Ce texte retrouvé dans ses papiers a été écrit en 1928 ; il doit être, bien entendu replacé dans le contexte de son époque ; les références citées sont celles de son temps et si de nombreuses publications ont été par la suite consacrées à ce sujet, on reste néanmoins surpris de son actualité car les problèmes posés à l'agriculture par les pucerons sont éternels et l'exploitant moderne lutte contre les mêmes ennemis que son aïeul.

Dans une période où les dégâts de pucerons ont été en certains endroits spectaculaires, il nous a paru intéressant de publier ce texte qui fait le point de la situation telle qu'elle se présentait il y a un demi-siècle, à une époque où on ne connaissait pas encore la nature réelle des « maladies dites de dégénérescence » mais où on savait déjà que les pucerons en assuraient la dispersion.

---

*Ann. Zool. — Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 174-180.

A part les espèces du genre *Melaphis* qui vivent dans les contrées méridionales de l'Asie, sur les arbrisseaux du genre *Rhus* et dont les galles fournissent une partie de la matière première utilisée dans la préparation de la laque (1), tous les autres Pucerons sont malfaisants en ce sens que, par l'extrême rapidité de leur multiplication, ils peuvent être, à certains moments, mis au rang des plus redoutables fléaux de l'agriculture. Ils ont été, d'ailleurs, à l'étranger, désignés sous les noms de « Plant lice », « Pflanzenlaüse », « Pidocchio del piante », autrement dit « Poux des plantes ».

A l'encontre des autres calamités, il faut contre eux, exercer une surveillance sans relâche ; chaque année, le péril renaît, et, à peine conjuré, il redevient tout aussi menaçant, de nouvelles invasions de formes ailées remettant aussitôt en question le problème de la défense. Les espèces les plus redoutables sont le plus souvent polyphages, et vivent, au moins pendant un certain laps de temps, sur les plantes sauvages qu'il conviendrait de détruire ou de traiter tout aussi soigneusement que les végétaux cultivés. D'autre part, les traitements les mieux appropriés ne sont pas toujours de l'efficacité désirable, parce que les organes envahis sont généralement déformés, les tiges recourbées, les feuilles recroquevillées, serrées les unes contre les autres, formant un revêtement à l'abri duquel les ravageurs continuent à vivre et à se multiplier. Enfin, pour beaucoup d'espèces d'Aphides, nos connaissances sont encore loin d'être complètes sur leur mode de vie, nos moyens de lutte sont souvent impuissants, même en supposant que les praticiens tirent le meilleur parti des données que leur apportent de jour en jour les spécialistes de toutes les contrées du monde.

Les dommages causés à un végétal par les Pucerons ne dépendent pas du nombre des espèces capables de vivre à ses dépens : celles qui s'attaquent à ses organes essentiels les plus délicats, bourgeons, fleurs, jeunes racines lui sont le plus préjudiciables. De même, celles qui par leur extraordinaire puissance de multiplication épuisent le végétal par le nombre : ainsi, 12 espèces parasitent les Bouleaux sans leur causer de dommages appréciables. Au contraire, 3 ravageurs des sapins (Abies) s'attaquant aux organes essentiels peuvent anéantir des peuplements entiers. *Mindarus abietinus* qui épuise les jeunes pousses, *Dreyfusia piceae* qui vit sur le tronc et les branches, *Prociphilus bumeliae* dont les puissantes colonies dessèchent les racines.

Les dégâts du *Phylloxera* de la Vigne sont encore présents dans toutes les mémoires. *Aphis papaveris* envahit les plants porte-graines de Betteraves et rend les influorescences stériles.

Enfin, sans influencer trop la quantité du rendement certains Pucerons souillent les végétaux et leur enlèvent leur qualité marchande ; tels sont ceux des Salades, des Artichauts, des Choux, des plantes d'ornement.

Dans le rapide exposé qui va suivre, je ne citerai que les espèces qui se sont déjà révélées comme les plus nuisibles à l'agriculture, par conséquent les plus dommageables à l'économie du pays ; je pourrais successivement envisager les dégâts causés aux différentes branches de la production végétale et notamment : à la grande culture,

(1) La matière principale de la laque est produite, rappelons-le, par une cochenille : *Tachardia lacca*.

aux cultures potagères, aux arbres fruitiers, aux végétaux d'ornement, aux essences forestières, aux cultures florales ; il m'a semblé préférable, en suivant la classification qui a été précédemment donnée, de reprendre dans chaque groupe les espèces dont les dégâts sont les plus importants.

## I. — Famille Chermesidae

### 1. — *Sous-famille Chermesinae*

Les espèces de cette sous-famille sont parfois très dangereuses, pour les Conifères de nos pays : *Picea*, *Larix*, *Abies*, *Pinus*, dont ils ont fréquemment ravagé les peuplements, soit en formant des galles à la partie terminale des pousses, soit en épuisant par leur nombre la vitalité même des sujets atteints. Trois espèces : *Dreyfusia piceae*, *D. nüsslini* et *Pineus pini*, ont, à plusieurs reprises, été l'objet de grandes préoccupations de la part des forestiers allemands.

« *Dreyfusia piceae*, dit *Barbey* (2), a été signalée par Nüsslin (1905) p. 425, comme causant de sérieux dégâts aux pépinières. Depuis il s'est signalé comme très nuisible dans les Forêts d'Heidelberg ainsi que dans les pépinières de Neufchâtel en Suisse, provoquant la mort rapide et le dessèchement des sapins de tout âge ». Il est particulièrement funeste à certaines espèces d'*Abies* dont il détermine l'atrophie des bourgeons ; dans le Domaine Forestier des Barres où il est répandu abondamment, des arbres de 5 à 6 mètres de hauteur sont littéralement aveuglés, sans qu'il reste un seul bourgeon capable de se développer ; les espèces les plus atteintes sont les suivantes : « *Abies fraseri*. Lindl. », « *Abies subalpina*. Engelm. », « *Abies arizonica*. Merriam. », « *Abies balsamea*, Mill. », « *Abies delavayi*. Franch. » ; au contraire, d'autres espèces, comme : « *Abies concolor*. Lindl. et Gord », « *Abies grandis*. Lindl », « *Abies nobilis*. Lindl. » ne sont que très rarement et peu gravement atteintes.

Tous ces *Abies* sont originaires de l'Amérique du Nord à l'exception de *A. delavayi* originaire de la Chine Occidentale.

*Dreyfusia nüsslini* qui vit sur les rameaux et les aiguilles de plusieurs espèces d'*Abies* s'est également révélé comme très nuisible dans la Forêt Noire où il a été étudié tout spécialement par Nüsslin. En France, il est également répandu et Marchal a fixé certains points importants de sa biologie (3), toutefois, ses dégâts, jusqu'ici, ont été limités grâce à l'action de ses ennemis naturels.

### 2. — *Sous-famille Phylloxerinae*

Les ravages du Phylloxera de la Vigne (*P. vastatrix*) dans le vignoble français pendant la période 1874-1895, sont un exemple bien connu de la puissance de dévastation d'un insecte, quand on ne peut lui opposer aucun moyen de défense. Si la crise phylloxérique est actuellement résolue pour nous, elle n'en a pas moins coûté des

(2) *Barbey*, Entomologie forestière, 1re édition, 1913 pages.
(3) Marchal : Contribution à l'étude de la biologie des Chermes. *Annales des Sciences Naturelles*, p. 9, série 1913.

centaines de millions de francs et a été la plus grande calamité qu'aient connue depuis longtemps nos départements viticoles.

### 3. — *Sous-famille Hormaphidinae*

Cette sous-famille ne renferme que des espèces vivant sur les plantes des contrées chaudes : Palmiers, Bambous, *Dystichum*, etc... Exceptionnellement quelques-uns de ses représentants parasitent les végétaux de nos serres chaudes, ils n'ont donc qu'une importance très relative considérée seulement du point de vue de la floriculture des serres.

## II. — Famille Mindarinae

L'espèce unique *Mindarus abietinus* (4) qui compose cette famille a été signalée en 1910 par Nüsslin comme assez nuisible aux *Abies* dans le Grand Duché de Bade. Cette espèce est aussi très répandue chez nous, notamment sur *Abies pectinata*, et *A. pinsapo* sans avoir causé autant de ravages.

## III. — Famille Aphididae

### 1. — *Sous-famille Eriosomatinae*

Cette sous-famille renferme des espèces dont la génération issue des œufs fécondés se développe sur un arbre ou un arbrisseau et dont les émigrés vivent sur les racines des plantes herbacées ou ligneuses.

L'hôte principal est :

pour les espèces du groupe *Eriosomatini* : un *Ulmus*
— *Pemphigini* : un *Populus*
— *Aploneurini* : un *Pistacia*
— *Prociphillini* : un *Fraxinus* ou *Lonicera*.

Les dégâts de ces Aphides sur leur hôte ligneux sont d'importance secondaire, mais leurs formes émigrées sont parfois très nuisibles.

*Eriosoma* (*Schizoneura*) *ulmi* vit sur les racines des *Ribes* et peut endommager des pépinières entières de boutures, marcottes ou même plants issus de jeunes semis. Cependant la culture des *Ribes* n'ayant pas chez nous, une importance très grande, les dégâts de ce ravageur ne sont pas très remarqués.

*Eriosoma* (*Schizoneura*) *lanigerum* introduit en France vers 1820 est peut-être le plus redoutable ennemi de notre production fruitière ; les déformations causées aux Pommiers par ses attaques, en facilitant la pénétration des tubes mycéliens des Nectriées, préparent la formation de chancres qui font périr en quelques années les arbres les plus vigoureux.

(4) Nüsslin : Zur Biologie der Gattung *Mindarus* Koch. 1910, Biologische Centralblatt.

*Tetraneura ulmi* dont les formes exilées vivent sur les racines de Maïs est dans le midi de la France très préjudiciable à la culture de cette plante ; dans le nord et dans le centre ces exilés se rencontrent plutôt sur les Graminées sauvages.

Les espèces du groupe *Pemphigini* ont pour hôte principal le Peuplier, celles du groupe *Aploneurini* les *Pistacia* (lentisque et thérebinthe) ; les formes émigrées des unes et des autres vivent sur les racines des Graminées sauvages, d'où leur peu d'importance au point de vue agricole.

Parmi les *Prociphilini*, *Prociphilus bumeliae*, qui émigre des pousses du Frêne aux racines des jeunes *Abies* est dans certaines régions de l'Est très nuisible aux jeunes plantations ; les formes *exules* se multiplient sur le système radiculaire des jeunes plants et leurs colonies protégées par d'abondantes touffes de laine cireuse rappellent d'assez près celles du Puceron lanigère du Pommier.

Nüsslin a fait une étude très approfondie de ce ravageur dans le Grand Duché de Bade où il est très répandu, je l'ai moi-même observé en Alsace et sur les bords du Loiret au voisinage d'Orléans.

*Les Fordini* qui se reproduisent uniquement par voie agamèe sur l'hôte secondaire, vivent exclusivement sur les racines des Graminées et des plantes sauvages. *Forda* et *Paracletus* sont avec *Tetraneura ulmi* parfois si abondants sur les racines des céréales cultivées que dans bien des cas ils sont capables d'en provoquer l'échaudage.

## 2. — *Sous-famille Aphidinae*

A. — *Les Lachnini*, Pucerons strictement monophages, ne causent pas aux Conifères des dégâts importants, seule l'espèce *Lachniella cilicica*, dont les individus sont de très grande taille et les colonies très peuplées, peuvent causer quelques dommages aux *Abies pectinata* et *A. cilicica*.

*Les Pterochlorina* sont plus redoutables pour les chênes. *Dryobius roboris* et *D. croaticus* vivent sur leurs rameaux de 1 à 2 ans ; *Stomaphis quercus* se fixe au contraire sur les vieilles écorces ; ces 3 espèces sont toujours accompagnées de puissantes colonies de fourmis qui ont établi leurs nids à la base des grands arbres et fouillent autour des racines en causant plus de dégâts que les Pucerons eux-mêmes.

*Les Tramina* sont représentés dans nos jardins par une espèce particulièrement nuisible : *Trama* sp. qui s'attaque aux composées à racines puissantes : Artichauts, Scorsonères, Salsifis, Chicorées. Ces gros Pucerons sont plus particulièrement abondants au commencement de l'automne où ils épuisent les plantes et rendent leur culture impossible.

B. — *Les Calliptérini* renferment un assez grand nombre d'espèces, toutes monophages vivant soit sur les feuilles, soit sur les jeunes pousses ou sur les branches des essences feuillues : Bouleaux, Chênes, Noisetiers, Saules, Erables, Peupliers, Tilleuls, mais aucune d'elles ne cause de réels dégâts.

C. — *Le groupe Aphidini* généralement divisé en *Aphidina* et *Macrosiphina* est le plus nombreux en espèces dont beaucoup sont très nuisibles. Celles des genres *Brevicoryne*, *Hyalopterus*, *Rhopalosiphum*, *Toxoptera* et *Aphis* forment le 1$^{er}$ de ces sous-groupes.

a) *Aphidina*

*Brevicoryne brassicae* est vulgairement connu sous le nom de « Puceron du chou » c'est l'un des plus redoutables ravageurs des crucifères il hiverne sur les variétés qui végètent pendant la saison froide ou même sur les plantes sauvages ; c'est de là qu'il se répand au printemps dans les jeunes plantations. *Hyalopterus pruni* s'attaque aux Pruniers cultivés ainsi qu'aux espèces buissonnantes du genre *Prunus*, ses colonies couvrent la face inférieure des feuilles, toutefois dans la région parisienne et dans les pays septentrionaux les dégâts sont peu importants, les formes émigrées passant l'été sur les feuilles des Roseaux *Phragmites communis*. Mais en Algérie et dans la vallée du Rhône cette espèce se perpétue pendant toute l'année à la face inférieure des jeunes feuilles du Pêcher endommageant gravement la récolte.

*Rhopalosiphum ribis* (= *lactucae*) émigre au printemps du Groseiller (hôte principal) sur les laitues de nos jardins qu'il souille plus qu'il ne fait dépérir.

Deux espèces du genre *Toxoptera* ont une grande importance agricole *Toxoptera graminis* et *Toxoptera aurantii*.

La 1re qui a d'abord été signalée en Italie s'est répandue aux Etats-Unis où elle est connue sous le nom de « Green Bug » (5) apparue la 1re fois pendant l'hiver 1889, ses dégâts furent très importants en 1907. En prenant en bloc blé et avoine, on peut dire que cette année-là, la récolte fut diminuée de plus de 18 millions d'Hl. La seconde qui ravage les jeunes pousses des Orangers fait des dégâts considérables en Algérie et dans le midi de la France, elle vit également sur le *Pittosporum* et quleques autres plantes méridionales.

Le genre *Anouraphis*, caractérisé par la brièveté de la queue renferme 3 espèces très nuisibles : *A. amygdale* pullule pendant tout l'été, et assez tard à l'automne sur les jeunes pousses de Pêcher, qu'il déforme et dont il recroqueville les feuilles. Sa pullulation est heureusement entravée par de nombreux ennemis naturels. *Anouraphis cardui* ainsi que d'autres espèces, souille les Artichauts et leur enlève leur valeur comestible. *Anouraphis helichrysi* ravage les Pruniers au printemps, il crispe le feuillage et gène considérablement la mise à fruit.

Le genre *Aphis* renferme un assez grand nombre d'espèces dont les migrations sont encore mal connues ; la plupart sont nuisibles à l'agriculture ; quelques-unes réunies sous la dénomination vulgaire de Pucerons noirs sont particulièrement redoutables aux cultures de Betteraves, soit qu'on ait en vue la production des racines fourragères ou sucrières, soit qu'on se livre à la culture des porte-graines. Mordwilko (6) eut le grand mérite de découvrir la migration de beaucoup d'espèces, celles des Pucerons noirs du Fusain en particulier. Il admit que toutes celles désignées sous les noms de : *Aphis papaveris* Fabr., *A. rumicis* L., *A. evonymi* Fabr., etc. n'étaient que les formes diverses d'une même espèce.

En 1915, Van der Goot se basant sur les données de Mordwilko désigna sous le nom de *A. rumicis* L., le puceron noir de la betterave considérant comme synonymes les noms de : *A. evonymi* Fabr., *A. papaveris* Fabr., *A. atriplis* Fabr., *A. genistae* Scop ; il lui reconnut comme hôtes définitifs et ligneux 10 espèces végétales dont *Evonymus*, *Viburnum opulus*, *Phyladelphus*, *Pirus*, et comme hôtes intermédiaires, il donna une liste de 27 plantes-herbacées.

(5) Pergande : The Southern Grain Louse (Toxoptera gramini) Rond. U. S. Depart. Agric. Bull. 38.
(6) 1907. Biologisches Centralblatt. Bd 27, série 807 (f).

Börner reprit l'étude de cette question en 1922, il distingue sur le Fusain 2 espèces de Pucerons noirs : *Aphis papaveris*, caractérisée par des poils longs sur le corps, les antennes et les pattes, nuisible aux Fèves et aux Betteraves, et *Aphis evonymi* à pelure brève vivant seulement sur certaines mauvaises herbes spontanées et par suite peu nuisible ; il distingua 2 espèces nouvelles pour les Pucerons vivant sur le *Viburnum* et une pour ceux vivant sur *Seringat* (*Phyladelphus*).

*Aphis papaveris* Fabr. aurait donc seul une importance agricole. Parfois on le rencontre abondamment sous les feuilles de Pomme de terre ; et par ses piqûres il pourrait être le vecteur des maladies dites de dégénérescence.

Les autres espèces du genre *Aphis* sont beaucoup moins nuisibles. Toutefois *Aphis padi* Kalt. (= *avenae*, Fabr.) qui émigre au printemps sur les céréales, l'avoine principalement, cause certaines années de sensibles diminutions dans le rendement.

*Aphis mali* Fabr. (= *pomi*) épuise les jeunes pousses de Pommier, Poirier et d'Aubépine le long desquelles les feuilles sont contournées et crispées. *Aphis pyri* Koch. (*Farfarae* Koch.) épuise pendant les mois de mai et de juin les jeunes pousses des Poiriers entravant ainsi la bonne venue des fruits.

*b*) Le sous-groupe *Macrosiphina* renferme lui-même des espèces très nuisibles. *Capitophorus cardui* forme parfois des colonies très peuplées sous les feuilles d'Artichauts. *Capitophorus tetrarhodus* est le Puceron commun des Rosiers ; il se multiplie pendant toute l'année sur leurs pousses où il entrave leur croissance et souille les grappes de fleurs.

Deux espèces du genre *Myzaphis* se font également remarquer ; on les trouve principalement sur les variétés sarmenteuses.

*Myzaphis abietis* est considéré en Angleterre comme un dangereux ennemi des Epiceas ; en Angleterre, *Picea sitchensis*, *Picea pungens* et *Picea engelmannii* sont gravement atteints, tandis que *P. polita*, *P. hondoensis*, *P. acoguiana* et *P. alaskiana* semblent rester indemnes : *P. nigra* et *P. alba* ont été parfois atteints, parfois épargnés. Cette espèce est assez commune chez nous sur *Picea excelsa*, mais jusqu'ici ses dégâts n'ont pas pris des proportions semblables à ceux signalés en Angleterre ; et forestiers et propriétaires ne s'en sont pas alarmés.

*Phorodon humili* est un terrible ravageur du Houblon répandu aussi bien en Amérique qu'en Europe.

Ce Puceron est très répandu dans nos houblonnières du Nord et de l'Est particulièrement en Alsace, et ses dégâts, pour n'avoir pas été chiffrés, n'en sont pas moins très importants.

Le genre *Myzus* renferme des espèces assez communes dont l'une d'elles, *M. persicae* est particulièrement remarquable par la puissance de multiplication des individus, leur extrême polyphagie et par leur mode d'hivernation. Ils vivent en effet aux dépens d'un très grand nombre de végétaux les plus divers ; plantes de serres en hiver, Pommes de terre en cave ou sur les claies de germination en février-mars, Pêchers au début du printemps, Pommes de terre et une multitude de plantes les plus diverses dans la bonne saison. Cette espèce forme avec les Pucerons noirs, la grande masse des Pucerons vus par les praticiens (horticulteurs et agriculteurs). Edith Patch en Amérique, Paul A. Murphy et Robert MacKay en Irlande ont expérimentalement montré qu'ils étaient avec les Pucerons noirs les principaux vecteurs des maladies de la dégénéres-

cence des Pommes de terre ; dans ces conditions ces Aphides auraient en agriculture un rôle de tout premier ordre.

Les Pucerons du genre *Macrosiphum* sont généralement de grande taille, beaucoup d'entre eux vivent sur les végétaux de la famille des composés, quelques-uns seulement intéressent l'agriculture :

*M. rosae*, *M. solani*, *M. lactucae*, *M. pisi*, *M. granarium*.

*M. rosae* est bien connu de tous, il couvre les jeunes pousses et les boutons des Rosiers pendant toute l'année, c'est une espèce désagréable et nuisible à la culture florale.

*M. solani* serait aussi une espèce capable de communiquer aux Pommes de terre les maladies de la dégénérescence, mais elle est beaucoup moins nombreuse en individus que *Myzus persicae* et par suite beaucoup moins nuisible.

*M. lactucae* est très abondant au printemps sur les laitues qu'il souille plus qu'il n'endommage.

*M. pisi* a été signalé par Kirby dès 1810 comme un insecte très dangereux aux cultures de pois, cet auteur rapporte que beaucoup de fermiers firent pâturer leurs porcs dans les champs emblavés de cette légumineuse et que la récolte fut si déficitaire dans tout le royaume qu'elle ne put fournir la quantité nécessaire aux besoins de la marine.

E. Ormerod signala à son tour les dégâts causés par ce Puceron en Amérique. Chittenden les évalue en l'année 1889 à 3 millions de dollars, et en 1900 à 4 millions pour les états du Sud seulement.

Mordwilko signale les grands ravages de ce Puceron en Russie en 1837 et pendant l'été de l'année 1897 dans la région de la Volga.

En Angleterre, Theobald cite les invasions particulièrement désastreuses des années 1904, 1910 et 1922.

En France nous ne possédons aucun renseignement statistique sur les dégâts de cet hémiptère qui est communément répandu et qui réduit chaque année notre récolte dans une importante proportion.

En résumé les Aphides sont des ravageurs de toute première importance ; il serait désirable que nos agriculteurs soient plus avertis à leur sujet, afin de les combattre plus efficacement et de restreindre le plus possible les lourdes pertes que ces hémiptères font subir annuellement à la richesse de notre pays.

Mais en outre ils présentent les particularités biologiques du plus haut intérêt : parthénogénèse cyclique régulière, puissance extraordinaire de multiplication, migration d'un végétal à un autre, conditions qui facilitent d'une façon très importante leur pullulation.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 181-209.

# Étude biologique et écologique de la cochenille du Pin maritime, *Matsucoccus feytaudi* Ducasse, 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae*) dans le sud-est de la France.

## II. — Régulation du cycle annuel, comportements des stades mobiles

J. RIOM * et J. P. FABRE

avec la collaboration technique de M. BABAULT, J. J. FOING, P. MENASSIEU *

*Station de Zoologie forestière, I.N.R.A., avenue Vivaldi, 84000 Avignon*

### Résumé

Le cycle de *M. feytaudi*, espèce monovoltine, est déterminé par le premier stade larvaire, en particulier par le déclenchement du passage L1-L2. Dans des conditions expérimentales diverses (infestations précoces ou tardives, troncs climatisés dans la nature, essais sur jeunes pins au laboratoire...) la durée du premier stade peut varier de 100 à 200 jours (140 jours dans les conditions naturelles) sans que le cycle général de l'insecte en soit perturbé. Les températures élevées des mois de juillet-août provoquent une estivation en fin de stade L1, des température de 10-15 °C sont nécessaires pour provoquer le passage L1-L2.

Les comportements des stades mobiles (larve de premier âge, pronymphe, mâle et femelle) sont étudiés en insistant surtout sur les comportements de déplacements qui conditionnent les modalités de la colonisation de l'arbre. Le rôle capital de la larve de premier âge dans la dynamique des populations de l'espèce justifie l'importance de son étude. Après une période d'inactivité postnatale (12 à 14 jours à 15 °C, 3-4 jours à 25 °C) elle présente une courte phase de mobilité (8 à 43 h pour 75 p. 100 de la population) ; la larve manifeste un phototropisme positif, un géotropisme négatif et souvent se déplace sur de courtes distances : pour 50 p. 100 de la population moins de 25 à 40 cm selon la densité de la population, une faible partie des individus (0,3 p. 100) parcourt une distance de 2,5 à 3 m. La densité de la population influe sur l'amplitude des déplacements, mais jamais sur leur orientation.

Les séquences du comportement des mâles et des femelles sont analysées. Les relations plante-insecte sont des plus simples car à aucun moment la cochenille ne semble tenir compte des « qualités » physiologiques du végétal hôte et se comporte comme si l'arbre était un support physique inerte.

### 1. — Régulation du cycle annuel

L'étude phénologique du cycle de *M. feytaudi* a montré sa relative constance et a mis en évidence les relations développement-température.

* *Adresse actuelle* : Laboratoire de Sylviculture et d'Ecologie de la pinède landaise I.N.R.A. Domaine de l'Hermitage-Pierroton, 33610 Cestas-Principal.

Il apparaît, d'après les exigences thermiques du développement larvaire et du développement nymphal que l'espèce doive présenter plusieurs générations dans l'année. Il n'en est rien en fait par suite d'un « blocage » au moment du passage du 1er au 2e âge larvaire. *A priori* on peut penser soit que cet arrêt est dû à une estivation, c'est-à-dire à une impossibilité de la mue L1-L2 par suite des températures élevées du mois de juillet-août, soit qu'il s'agit d'une diapause demandant des conditions particulières pour son élimination.

Les phénomènes d'estivation et de diapause sont fréquents chez les cochenilles à diverses périodes du cycle. Ils peuvent être aussi bien embryonnaires (*Lepidosaphes ulmi*. par exemple) que larvaires (*Gueriniella serratulae* F., *Quadraspidiotus perniciosus* Comst...) ou imaginaux (*Epidiaspis pyricola* Sign., *Aspidiotus ostreiformis* Curtis.), Giard (1894) puis Marchal (1922) indiquent qu'une sècheresse importante provoquant une hypnodie ou anhydrobiose peut bloquer, durant plusieurs années le développement de *Margarodes vitium* Giard.

La mue de 1er en 2e stade larvaire apparaît chez *M. feytaudi* comme un événement crucial, justifiant une étude particulière. Le rôle des températures et de divers facteurs dans le déclenchement de cette mue a été étudié sur le terrain, dans les Maures, et au laboratoire, en vue d'analyser et de comprendre les mécanismes de régulation du cycle.

Dans cette optique, ont été étudiés :

— l'effet de températures « anormales » sur les populations de larves et sur le cycle ;

- action des températures basses, au laboratoire sur jeunes pins en pots infestés artificiellement,
- action des températures élevées, dans la nature ;

— l'effet de décalages artificiels du cycle par infestations différées ou, au contraire avancées, par rapport à la normale (mai) dans la nature. Ces infestations placent les larves dans des conditions de température et de photopériode très différentes. Ces expériences permettent en outre l'étude des rapports éventuels entre dynamique de population et phénologie du végétal, aspect qui sera examiné ultérieurement, dans une partie de cette étude consacrée à la dynamique des populations.

Ces diverses méthodes donnent des résultats imparfaits, par rapport à ceux qu'auraient pu fournir des élevages en milieux synthétiques au laboratoire et conduits en étuves parfaitement contrôlées. Ces observations ont eu cependant l'avantage d'approcher la connaissance des facteurs de régulation du cycle en travaillant presque uniquement sur le terrain, ce qui est inhabituel.

### 1.1. — *Infestations différées et infestations avancées*

En jouant sur les méthodes d'obtention et de conservation des pontes il est possible de modifier la phénologie de la cochenille et ainsi de retarder ou d'avancer la période des fixations de larves de 1er âge.

1.11. *Infestations différées*

• *Principe* : des pontes récoltées dans la nature par bandes pièges, durant une période de temps limitée (8 à 10 jours) sont stockées au laboratoire en enceinte climatisée à 7 °C ; ces pontes servent à infester, à intervalles plus ou moins réguliers, des arbres indemnes de *M. feytaudi*, où à réinfester des arbres traités chimiquement l'année précédente (en général avec de l'oléoparathion). Le devenir de cette population à cycle décalé est étudié en comparaison avec les populations naturelles.

Plusieurs opérations successives sont nécessaires pour mener à bien cette expérimentation :

— mettre au point une technique de conservation des pontes, et de ralentissement du développement embryonnaire ;
— effectuer l'infestation artificielle sur le terrain ;
— contrôler la qualité des éclosions et des fixations des L1 et leur devenir ;
— examiner comment ces L1 qui se sont fixées à une date postérieure à la date normale vont se comporter par rapport au « témoin nature ».

• *Conservation des pontes* : dans la nature, la femelle effectue sa ponte dans les 2 à 3 jours suivant la fécondation, mais la sortie des femelles est elle-même très échelonnée dans le temps. Or, plusieurs expériences préliminaires ont montré que seuls les œufs à développement embryonnaire peu avancé se conservaient correctement à 6 $\pm$ 1 °C. Pour disposer par conséquent d'un matériel à la fois d'âge relativement homogène et de bonne conservation, le piégeage des femelles destinées à fournir les pontes pour cette expérience est toujours limité à une courte période, de l'ordre de 8 à 10 jours au plus.

Ce piégeage a lieu à l'époque du maximum des sorties des femelles, au moyen des bandes de carton ondulé ceinturant les arbres. Ces bandes sont laissées en place une semaine environ puis levées et conservées au laboratoire à 15-20 °C durant 2 à 3 jours afin que la ponte soit effectuée avant stockage au froid.

TABLEAU 1

*Conservation des pontes de* M. feytaudi *à 7 °C ; et délai d'éclosion des œufs selon la durée de leur conservation*

| Durée de conservation en jours | Délai d'éclosion en jours |
|---|---|
| 110 | 7 |
| 130 | 5 |
| 150 | 4 |
| 200 | pas d'éclosion |

L'évolution des pontes et leur bon état de conservation sont contrôlées par des prélèvements périodiques placés en étuve à 20 °C : l'expérience montre que les pontes

peuvent être conservées 150 jours à 6-7 °C en laissant un délai d'éclosion de 4 jours à 20 °C (tabl. 1) ; ce délai étant suffisant pour effectuer le transport des pontes sur le terrain et l'infestation artificielle. Le transport est effectué en glacière portative pour éviter tout accident dû à des températures trop élevées.

• *Mise en place de l'infestation artificielle* : les pontes sont dénombrées dans chaque bande piège et regroupées pour que l'infestation puisse être effectuée avec un nombre standard de pontes (selon les cas 100, 250, 500 ou 1 000 pontes).

Les arbres choisis sont en général de petit calibre et à écorce peu épaisse (diamètre de 6 à 8 centimètres) pour faciliter les dépouillements et les comptages sous loupe binoculaire durant le 1er cycle.

• *Eclosion et fixation des L1* : les éclosions terminées, quelques pontes prises au hasard sont examinées au laboratoire : les nombres de chorions, d'œufs non éclos, et de larves mortes dans l'ovisac sont dénombrés ; il est ainsi possible d'estimer la quantité de larves L1 qui ont quitté la bande piège et qui ont eu la possibilité de se fixer ; l'analyse détermine aussi la fertilité des pontes qui en général est bonne ; elle est supérieure à 80 p. 100 dans la grande majorité des cas.

TABLEAU 2

*Fertilité des pontes et mortalité des L1 à l'éclosion chez* M. feytaudi *en fonction de la durée de conservation des pontes à 6-7 °C*

| Date de l'infestation | Durée de conservation | Nombre de chorions comptés | Oeufs non éclos | Larves mortes à l'éclosion | Fertilité en p. 100 | p. 100 de larves dégagées |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 18.03.67 (témoin) | 0 | 2 574 | 136 | 0 | 95 | 94,98 |
| 5.07.67 | 110 | 2 508 | 555 | 1 234 | 85 | 41,59 |
| 18.07.67 | 123 | 2 131 | 179 | 1 163 | 84,5 | 41,90 |

Le p. 100 de larves dégagées est exprimé par rapport à la fécondité c'est-à-dire par rapport au nombre total d'œufs pondus :

$$\frac{[(\text{nombre de chorions}) - (\text{larves mortes à l'éclosion})] \times 100}{\text{nombre de chorions} + \text{nombre d'œufs non éclos}}.$$

Le tableau 2 donne quelques résultats pour l'année 1967 ; il montre qu'un nombre important de L1 ne réussissent pas à quitter la ponte et meurent sur place, limitant ainsi l'efficacité de l'infestation.

Quant aux L1 écloses et quittant la bande, leur taux de fixation et de survie après fixation diminue, au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la date normale de fixation comme le montre le tableau 3.

Les dépouillements effectués en octobre-novembre analysent les mortalités intervenues à la fixation, durant le stade L1 et lors du passage L1-L2.

Cette mortalité à la fixation atteint 98 p. 100 pour les infestations effectuées fin juillet, soit près du double de celle observée chez les populations naturelles ou artificielles à la date normale de fixation dans la nature. Le tableau 3 montre les résultats

TABLEAU 3

*Variation de la densité des L1 fixées survivantes au stade L2 pour un nombre constant de pontes*

| Date d'infestation | Densité L2 | Densité moyenne |
|---|---|---|
| 6.06.68 | 1,372<br>1,741<br>5,315 | 2,809 |
| 28.06.68 | 0,147<br>0,302<br>0,096<br>0,407 | 0,238 |
| 10.07.68 | 0,021<br>0,062<br>0,001<br>0,130 | 0,053 |
| 24.07.68 | 0,001<br>0,055<br>0,032 | 0,029 |

La densité est exprimée en nombre de larves par centimètre carré de tronc calculée sur un minimum de 300 $cm^2$.

obtenus avec 14 arbres. Il faut noter l'hétérogénéité importante à chaque date d'infestation.

La mortalité à la fixation peut être due :

— à une mauvaise conservation (irrégularité de fonctionnement du matériel frigorifique utilisé) ;

— aux températures élevées au moment de l'éclosion qui a lieu sur le terrain courant juillet ;

— au non respect d'une coïncidence phénologique entre la date de fixation et la « réceptivité » du végétal. Ce point encore en cours d'étude, s'il était vérifié pourrait permettre d'expliquer la non pullulation de *M. feytaudi* dans certaines régions à climat « paraissant » favorable, et dans lesquelles le niveau des populations de la cochenille est relativement faible.

• *Devenir des populations à cycle retardé* : les expériences effectuées en 1968-1969 et 1970 ont parfois donné des résultats irréguliers par suite de mauvaises fixations ; de ce fait l'étude du passage L1-L2 qui demande à chaque prélèvement un minimum de 50 larves et cela 4 à 6 fois à une semaine d'intervalle a parfois été impossible.

La figure 1 fait état des résultats obtenus à Malpasset en 1968. Il montre clairement que pour un retard à la fixation de 2 mois, par rapport à la date normale, le passage des L1-L2 est retardé de 3 semaines seulement. Les larves de 1$^{er}$ âge peuvent effectuer leur développement en 100 jours au lieu des 140 jours habituels.

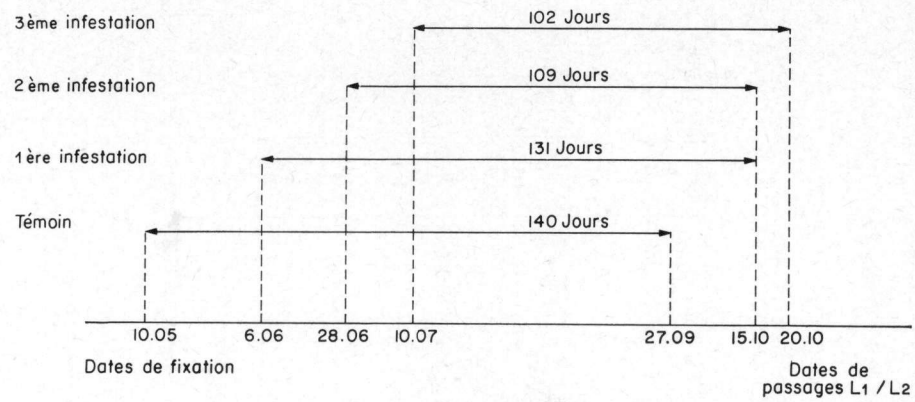



FIG. 1. — *Infestations différées. Variation de la date de passage L1-L2 en fonction de la date de fixation des L1. Durée du stade L1 selon les cas* (Malpasset, 1968)

### 1.12. *Infestations avancées*

En apportant au laboratoire des fûts infestés, entre décembre et février il est possible d'obtenir l'éclosion rapide des pronymphes, des mâles et des femelles et le dépôt de la ponte. A l'apparition des premières éclosions les pontes sont transportées sur le terrain avec plusieurs mois d'avance sur les populations naturelles. La mortalité à l'éclosion et à la fixation est importante, mais si l'infestation est faite avec une centaine de pontes il reste suffisamment d'individus pour effectuer des observations lors du passage de 1er en 2e âge larvaire.

De nombreuses expériences montrent que si la date de fixation des L1 est avancée de 2,5 mois, le décalage du passage L1-L2 est réduit à une dizaine de jours. La durée de vie du 1er âge larvaire peut ainsi atteindre 200 jours au lieu de 140 pour les populations naturelles.

### 1.2. — *Expériences sur jeunes pins au Laboratoire*

De jeunes pins (3 à 8 ans) élevés en pots et infestés artificiellement, peuvent héberger une population de *M. feytaudi* de faible niveau. Ces pots placés en chambre climatisée permettent l'étude du devenir des larves de 1er âge en fonction de la température.

A condition d'avoir effectué sur ces pins quelques opérations de taille, il est possible d'avoir un nombre important de rameaux porteurs de *M. feytaudi*, pour un encombrement limité. La taille se résume aux opérations suivantes :

— à 2-3 ans l'axe principal est coupé à 40-50 centimètres du sol, en général en dessous du 1er verticille ;

— l'année suivante les brachyblastes les plus près de la coupe émettent un bourgeon qui en se transformant en rameau, écarte les deux pseudophylles. Dans ce cas il se passe le phénomène décrit par Bargues (1929) et Gaussen (1950) : les brachyblastes caducs se transforment en auxiblastes persistants. Ces derniers émettent à leur

tour des brachyblastes caducs et quelques fois il y a retour au stade juvénile avec formation de feuilles primaires caractéristiques de la plantule ;

— au cours de la saison de végétation suivante les auxiblastes dominants sont pincés afin de favoriser la formation de bourgeons et provoquer le départ de nouveaux auxiblastes.

Par cette technique qui demande un minimum de 3 ans de soins on obtient une tige porteuse d'un bouquet d'auxiblastes suffisamment développés pour obtenir, dans de bonnes conditions la fixation de larves de 1er âge de *M. feytaudi* (fig. 2).

FIG. 2. — *Pin maritime, étêté puis taillé, utilisé pour les études sur* Matsucoccus feytaudi *Duc en pièces climatisées*

Des essais conduits en température constante et en températures variables (passages 5-15, 5-20, 5-25, 10-15...) montrent nettement que :

— les températures inférieures à 10 °C « bloquent » le passage du 1er au 2e stade larvaire ;

— une température constante de 15 °C provoque un passage au 2e stade larvaire plus précoce que dans la nature ;

— le passage le plus précoce est obtenu en laissant séjourner 15 à 20 jours les larves à 15 °C (fin juin) ; en les mettant ensuite à une température de 25 °C (avance de plus d'un mois).

### 1.3. *Expériences en cages climatisées dans la nature*

*Principe.*

Une « caisse » cubique de 75 centimètres de côté entoure le fût en place. L'atmosphère de cette cage chauffée électriquement est régulée par un thermostat d'ambiance. Le devenir de la population de *M. feytaudi* contenue dans cette cage climatisée est comparé à celui d'une population naturelle située sur un arbre voisin. Des sondes à résistance de platine (100 ohms à 0 °C) contrôlent la température (enregistrement permanent sur enregistreur logométrique).

*Description de la cage climatisée* (fig. 3 et 4).

— L'enceinte est constituée de panneaux de contreplaqué marine de 8 millimètres, doublée intérieurement d'une couche de 40 millimètres de polystyrène expansé. Les 2 panneaux supérieurs et inférieurs sont divisés en 2 parties et une ouverture circulaire permet le passage du fût de l'arbre étudié. Ils sont réunis aux panneaux latéraux par des crochets dont la tête s'engage dans un piton fixé sur le panneau opposé. Le système est donc facilement démontable ; il est possible de la réinstaller rapidement autour d'un autre arbre.

FIG. 3. — *Cages climatisées en place (peuplement de Bagnols-en-Forêt dans le Var)*

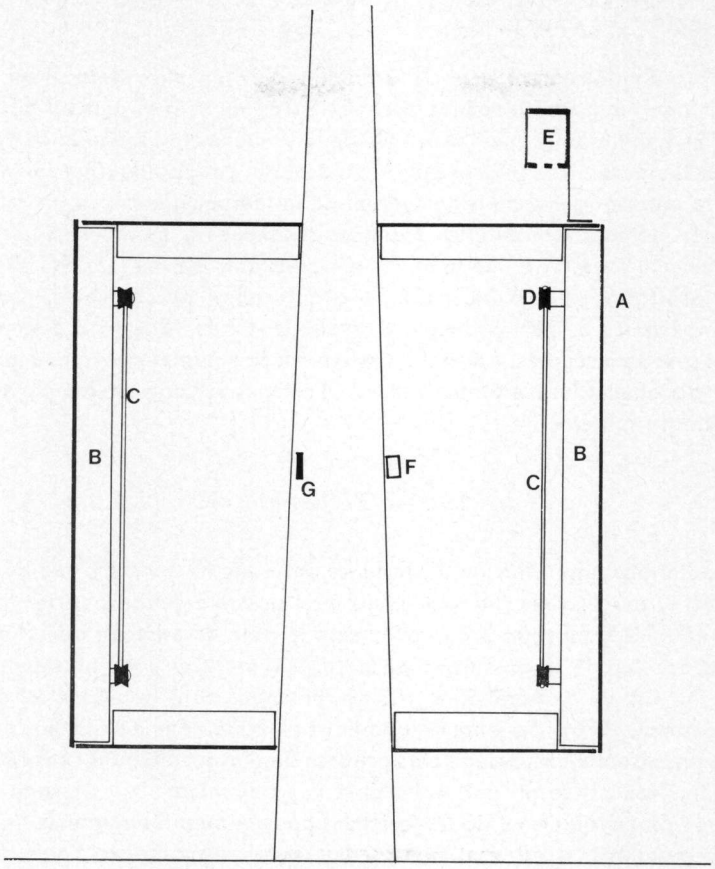



FIG. 4. — *Vue en coupe de cage climatisée installée dans la nature.*

A = Caisse de contreplaqué démontable,
B = Couche de 4 cm de polystyrène expansé,
C = Corde chauffante,
D = Plot en porcelaine maintenant la corde chauffante,
E = Boîte de dérivation étanche servant aux raccordements électriques,
F = Thermostat d'ambiance placé contre le fût de l'arbre,
G = Soude thermométrique placée sous écorce.

— L'équipement électrique comprend 2 résistances chauffantes, montées en série de 2,50 mètres de longueur chacune.

Ces cordes chauffantes souples ont une résistance de 40 ohms par mètre, elles ont un double isolement silione-silastène, et un diamètre extérieur de 4,5 millimètres.

La longueur est calculée pour que les cordes montées en série aient une puissance de 220 watts pour une intensité de 1 ampère ; cette valeur est très inférieure à l'intensité maximale admissible donnée par le constructeur (1,60 ampère). La température est régulée par un thermostat d'ambiance sensible à $\pm$ 1,5 °C.

*Devenir des populations en cage.*

La cage, volontairement peu étanche afin d'éviter une atmosphère confinée, laisse passer une lumière atténuée. Les expériences sur jeunes pins en pots au laboratoire (§ 1.2) ayant montré que l'influence de la lumière était secondaire par rapport à l'effet de la température, l'interprétation du devenir des populations en cages climatisées dans la nature tient compte seulement de la température.

Les expérimentations conduites 3 années consécutives montrent qu'une population de *M. feytaudi* soumise à une température constante élevée (25-27°) a un passage L1-L2 plus tardif que celui d'une population naturelle ; au contraire, un chauffage modéré (température de 20°) avance le passage L1-L2 de 15 jours à 3 semaines. Les cages climatisées sont régulées en chaud seulement, ce qui implique que la température minimum à laquelle les larves sont soumises est celle de la cage ; la température maximum est celle du milieu.

### 1.4. — *Conclusions*

Les populations naturelles de *M. feytaudi* ont pour le stade L1 une durée de vie moyenne de 140 jours : expérimentalement il est possible de faire varier la durée de ce stade de 100 à 200 jours sans que pour cela la date du passage du 1er au 2e stade larvaire soit décalée de façon très importante. Sur 5 ans et pour plusieurs situations la variation maximum du point 50 p. 100 des passages dans la nature est de 15 jours (Riom et Gerbinot, 1976) ; les expérimentations en conditions artificielles augmentent cet écart et conduisent à un passage plus précoce ou plus tardif, mais sans retrouver les écarts à la fixation ; il se produit donc un « regroupement » au passage L1-L2, qui conditionne le monovoltinisme de *M. feytaudi* apparemment obligatoire.

Des observations, il est vrai ponctuelles, sur l'ensemble de l'aire de l'espèce (France, Espagne, Portugal, Maroc) laissent penser que ce monovoltinisme est permanent, quelles que soient les caractéristiques climatiques des stations. L'espèce voisine *M. pini* Green est par contre dans le Sud-Est de la France monovoltine en altitude (à partir de 1 100 mètres) et posséde deux générations par an en plaine (R. Rieux, 1973) ; la date du passage L1-L2 plus ou moins précoce selon les stations, conditionne le nombre de générations.

Il semble que le passage du 1er au 2e stade larvaire soit pour *M. feytaudi* sous la dépendance d'un double mécanisme dans lequel le rôle de la photopériode, testée en pièces climatisées, s'avère secondaire :

— d'une part le « blocage », par les températures élevées (15-30 °C), des possibilités de changement de stade (températures des mois de juillet-août) ;

— d'autre part, la nécessité d'une durée de vie à une température relativement peu élevée (10-15 °C) pour que le changement s'effectue dans de bonnes conditions. Une fois le mécanisme déclenché le passage peut s'effectuer à des températures de 25-30 °C.

Ce travail préliminaire a permis d'approcher la connaissance des mécanismes de régulation, mais n'a pu, comme cela était souhaité, modifier le voltinisme de l'espèce.

## 2. — Comportements des stades mobiles

Hormis le stade L2, la nymphe et évidemment la ponte, tous les autres stades de *M. feytaudi* sont mobiles durant une partie ou la totalité de leur cycle. Cette période de mobilité, au cours de la vie d'un individu est inférieure à une semaine par an. Par contre, pour une population de quelques dizaines de milliers d'individus qui correspond à celle d'un arbre moyennement peuplé, la moitié a une période de mobilité de 30 jours, l'autre moitié de 60 à 80 jours, par suite des variations individuelles de l'espèce et de l'hétérogénéité de l'environnement climatique de l'arbre.

Cette étude limitée volontairement à l'obtention de données indispensables à la compréhension de la dynamique de la colonisation de l'arbre examine pour chacun des stades L1, pronymphe, mâle et femelle :

— le sens du déplacement,

— la durée et la distance parcourue. Les facteurs conditionnant l'arrêt de ce déplacement, en particulier les conditions morphologiques de l'écorce indispensables à la nymphose, à la fixation et à la ponte seront examinés dans l'étude au niveau de l'arbre de la répartition verticale des populations.

| STADE | L1 | L2 | PRONYMPHE | NYMPHE | MALE | FEMELLE |
|---|---|---|---|---|---|---|
| SENS DU DEPLACEMENT | ↑ | fixée | ↓ | immobile | ↑ | ↓ |

FIG. 5. — *Orientation générale du sens de déplacement des divers stades de* M. feytaudi

La figure 5 indique l'orientation du déplacement des divers stades mobiles dans leur ordre d'apparition au cours du cycle : les larves de 1$^{er}$ âge ont tendance à coloniser la partie haute du fût et les femelles font descendre la population, qui remonte à la génération suivante grâce aux L1. Ce mouvement permanent varie d'un arbre à l'autre en fonction de son âge et de sa morphologie due en partie à son génotype et au milieu.

### *Techniques d'études*

Les techniques expérimentales particulières utilisées pour ces études sont fournies dans les divers paragraphes du chapitre. Outre l'observation directe qui donne parfois de bons résultats, 2 méthodes indirectes ont été utilisées :

— l'application rapide d'un adhésif sur le tronc ; les insectes sont collés sans avoir eu le temps de changer leur orientation. Cette technique présente l'inconvénient de ne pouvoir dissocier lors du dépouillement les insectes immobiles des insectes en déplacement ;

— le ceinturage du tronc avec un adhésif fixé sur un ruban de chlorure de polyvinyl, la partie adhésive orientée vers l'extérieur. Cette technique très rapide d'emploi donne d'excellents résultats : elle permet en piégeant plusieurs dizaines d'arbres à la fois, de déterminer le sens des déplacements, leur orientation sectorielle et le niveau des populations de *M. feytaudi* sur les arbres étudiés.

## 2.1. *Comportements de déplacement et de fixation du stade LI*

### 2.11. *Introduction.*

Les comportements de déplacement et de fixation de la larve de 1er âge ont été relativement plus étudiés que ceux des autres stades en raison de ses répercussions importantes sur le devenir des populations : ce stade est le « stade clé » de la pullulation de la cochenille. C'est lui qui conditionne l'extension de la population sur le végétal, les déplacements des autres stades aboutissent au contraire à un certain regroupement des individus présents sur l'arbre ; c'est aussi un stade important pour la dispersion de la cochenille dans le peuplement forestier ; les larves sont transportées par le vent, d'autres insectes ou des oiseaux... De plus elles tombent sur le sol par milliers, marchent sur la litière et peuvent gagner les arbres voisins d'un arbre très infesté qui constitue ainsi un « arbre réservoir ».

La petite taille des individus (500 microns de long sur 100 de large) et leur homochromie avec l'écorce, les rendent pratiquement invisibles sans optique grossissante, les observations directes sont donc difficiles.

L'étude des comportements de déplacement et de fixation du stade L1, a porté sur les points suivants :

— La L1 dégagée du chorion de l'œuf commence son activité ambulatoire avec un délai qui constitue la *période d'inactivité postnatale* :

— celle-ci terminée, la larve effectue son déplacement, l'étude déterminera *la durée de ce déplacement* qui précède la fixation après laquelle la larve restera 4 mois immobile ;

— il est important de connaître *l'orientation de ce déplacement* et les facteurs qui le commandent ; en dernier lieu l'étude précise la *distance* parcourue lors de ce déplacement par une population de larves de 1er âge.

### 2.12. *Période d'inactivité postnatale*

Après l'éclosion la larve néonate ne quitte pas immédiatement la soie de la ponte : elle reste quelque temps immobile avant de se diriger vers le point de l'arbre où aura lieu la fixation. Cette période de « repos » est appelée par certains auteurs « période de torpeur », par d'autres « diapause précoce ». Ces 2 appellations, parfois utilisées en synonymie correspondent en réalité à 2 phénomènes biologiques différents : d'une part une période d'inactivité dont la durée est sous la dépendance directe de la température, d'autre part une vraie « diapause précoce » demandant des conditions thermiques et hygrométriques précises pour son élimination : tel est le cas chez le Margarodide *Guerinia serratulae* Fab. où les larves restent près de 6 mois en diapause dans la soie de la ponte (Vayssière, 1926). Cette vraie diapause ne correspond pas à la majorité des cas, en général « la période de torpeur », que nous préférons appeler ici « période d'inactivité postnatale » est de courte durée et sous la dépendance directe de la température. Jones (1936) indique pour *Aonidiella aurantii* (Maskell) un repos durant une demi-heure à 2 jours selon l'environnement. Elle a été étudiée chez de nombreuses cochenilles car elle correspond parfois à un « stade clé » de la dynamique des populations de la cochenille. Ainsi Gentile 1958 a démontré chez

*Quadraspidiotus perniciosus* (Comstok), que la période d'inactivité postnatale, qui variait de 2 minutes à 24 heures selon les conditions du milieu, était fatale aux larves restant 24 heures au repos.

Plusieurs auteurs ont déterminé le seuil thermique au-dessus duquel l'activité est possible une fois la période obligatoire d'inactivité postnatale terminée ; par exemple Bodenheimer et Steinitz (1937) ont démontré que le seuil d'inactivité était de 15,3 °C pour *Lepidosaphes citricola* Pack.

La bibliographie ne donne aucune indication sur ce qui se passe chez les *Matsucoccus*. Quelques observations préliminaires effectuées sur *M. feytaudi* montrent que la période d'inactivité postnatale dure 2 mois à 7-8 °C, 12 à 14 jours à 15 °C et 3-4 jours à 25 °C. A la température de 7-8 °C les larves meurent sans réussir à se dégager. La détermination exacte du seuil qui se situe entre 10 et 13 °C offre peu d'intérêt, dans cette étude, car dans les Maures et l'Estérel les maximums sont supérieurs à ce seuil pendant la période d'incubation des œufs et évidemment durant la période des éclosions intervenant au mois de mai. Une étude ultérieure des populations de *M. feytaudi* dans d'autres régions de France prendra en compte cet aspect, parfois primordial pour l'explication du niveau des populations.

En effet durant la période d'inactivité postnatale les larves sont sensibles aux agents climatiques extérieurs en particulier à la pluie et aux condensations pouvant se produire dans les fissures des écorces ; ceci a été démontré en particulier par Stofberg, 1937 sur *Lepidosaphes citricola*, et par Riom *et al.*, 1971, chez *M. feytaudi*.

### 2.13. *Durée du stade mobile L1*

Une expérimentation conduite dans le Var, à Callian (réf. parcelle CAL), du 27 mai au 4 juin 1970 a permis de déterminer la durée de mobilité du stade L1.

Une population artificielle de L1 de *M. feytaudi* est placée sur une série d'arbres, indemnes de population naturelle, grâce à un ceinturage avec des bandes pièges contenant des pontes sur le point d'éclore. Les bandes sont laissées en place 24 heures, puis enlevées. Cette population artificielle âgée de $12 \pm 12$ heures est piégée avec des bandes adhésives selon une périodicité de 24 heures. Pour rendre les observations comparables entre les divers arbres étudiés la population de L1 est ramenée à 100 L1, les populations réelles variant de 500 à 1 400. Le graphique (fig. 6) montre que 57 p. 100 de la population de L1 a terminé sa phase de mobilité entre $20 \pm 12$ heures et $31 \pm 12$ heures, autrement dit 75 p. 100 des L1 sont en cours de fixation entre 8 et 43 heures après le début du stade L1 mobile. Certaines L1 sont encore mobiles à 72 heures mais elles représentent une part infime de la population initiale (quelques p. 1 000).

Ces chiffres sont assez voisins de ceux cités par différents auteurs pour d'autres espèces ; Nel (1933) indique une période d'activité de 6 à 24 heures pour *Aonidiella citrina*, Jones (1936) une période d'un demi à 3 jours pour *Aonidiella aurantii* (Maskel). Suter (1932) constate que chez *Lepidosaphes ulmi* L. 95 p. 100 des larves sont fixées au bout de 48 heures. D'autres auteurs font remarquer que la durée du stade mobile L1 est inverse de la température, mais souvent ils expérimentent avec des températures « non biologiques ». La seule observation bibliographique concernant le genre *Matsucoccus* a été effectuée par Boratynski (1952) sur *M. pini* Green : la phase de mobilité dure 3 à 4 jours ; si la larve n'a pu se fixer durant ce délai elle meurt.

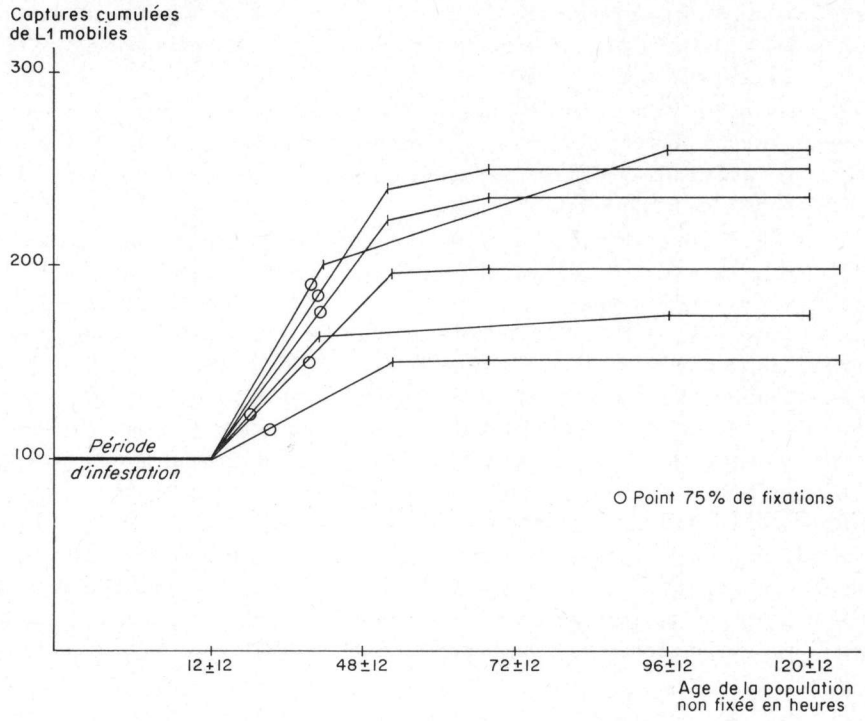



FIG. 6. — *Durée du stade mobile L1 de* M. feydauti (83-*Callian*). *Représentation de l'âge de la population lorsque* 75 p. 100 *sont fixés*

Les durées du stade mobile citées par les auteurs sont presque toujours obtenues au Laboratoire et avec un faible nombre d'individus. Pour notre expérience avec *M. feytaudi*, nous avons travaillé dans la nature et au cours d'une période normale d'éclosions ; la température maximum absolue relevée sous abri a été de 26,4 °C, le minimum de 12,7 °C, la moyenne des maximums de 22°5 et la moyenne des minimums de 12 °C. Il est bien évident que la durée du stade mobile devra être déterminée pour d'autres régions que les Maures et que les résultats ont de fortes chances d'être légèrement différents car les conditions thermiques sont à prendre en compte.

### 2.14. *Orientation des déplacements dans la nature*

L'orientation des déplacements dans la nature a été précisée par dénombrement des captures de larves sur des bandes pièges adhésives placées autour du fût. Les larves capturées à la partie inférieure de la bande ont un déplacement ascendant, celles capturées à la partie supérieure un déplacement descendant. La méthode est représentative lorsque la population de l'échantillon est comparable au-dessus et au-dessous de la bande piège. Si cette condition n'est pas réalisée les résultats sont diffus et même exceptionnellement, inverses de la moyenne ; étant donné le type de répartition des pontes sur le fût une bande piège placée à 1,50 mètre du sol, sur un arbre de

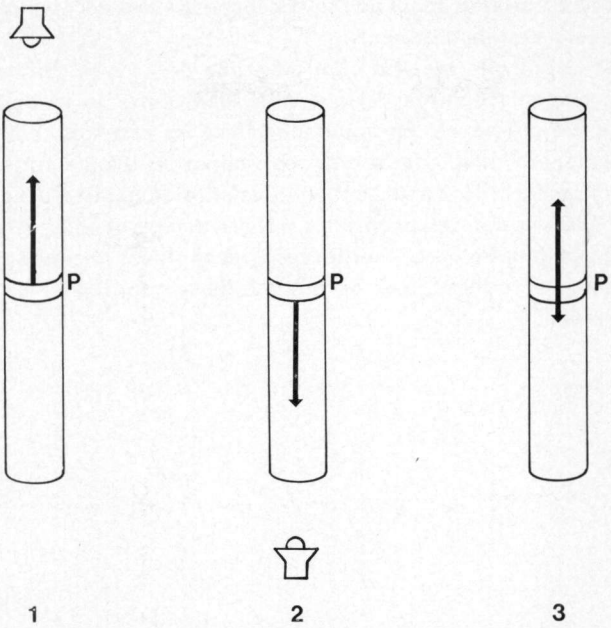



FIG. 7. — *Phototropisme et géotropisme de la L1 de* M. feytaudi.

Des pontes de la cochenille sont placées en P, le tronc étant éclairé du haut (en 1) ou du bas (en 2). Les larves en cours de migration se dirigent vers la source lumineuse. Lorsque le tronc est placé à l'obscurité totale (en 3) les larves ont pour 75 p. 100 un géotropisme négatif.

TABLEAU 4

*Exemple de dénombrements des L1 capturées à la partie supérieure et à la partie inférieure de bandes adhésives*

I. Pour des échantillons à population faible ou moyenne (Campaux, 1966)

| Echantillons | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | Total | p. 100 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Haut de bande... | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 1 |
| Bas de bande.... | 21 | 30 | 19 | 53 | 13 | 43 | 44 | 80 | 71 | 46 | 420 | 99 |
| Total ..... | 22 | 31 | 19 | 53 | 13 | 43 | 44 | 81 | 71 | 46 | 423 | 100 |

II. Pour des échantillons à population forte (Malpasset, 1969)

| Echantillons | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | Total | p. 100 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Haut de bande. | 6 468 | 5 726 | 8 038 | 886 | 218 | 49 | 371 | 340 | 52 | 339 | 22 487 | 11 |
| Bas de bande.. | 19 528 | 21 126 | 48 972 | 22 623 | 2 089 | 1 427 | 13 041 | 19 254 | 8 203 | 25 048 | 181 311 | 89 |
| Total ..... | 25 996 | 26 852 | 57 010 | 23 509 | 2 307 | 1 476 | 13 412 | 19 594 | 8 255 | 25 387 | 203 798 | 100 |

5 à 7 mètres, a de très fortes chances de remplir les conditions nécessaires à un piégeage représentatif du sens des déplacements.

Le tableau 4 montre le résultat d'un piégeage de ce type. En population faible très peu de larves sont capturées à la partie supérieure de la bande adhésive et 99 p. 100 à la partie inférieure. En population forte les résultats sont légèrement différents car seulement 89 p. 100 des larves sont supposées avoir un mouvement ascendant. En population forte la bande adhésive est rapidement saturée de larves à la partie inférieure, elle perd ses propriétés adhésives lorsqu'elle est recouverte par 20 à 22 larves au millimètre carré ; les larves déjà engluées forment un « pont » pour celles qui arrivent sur l'adhésif, leur permettant de se rapprocher de la partie supérieure de la bande.

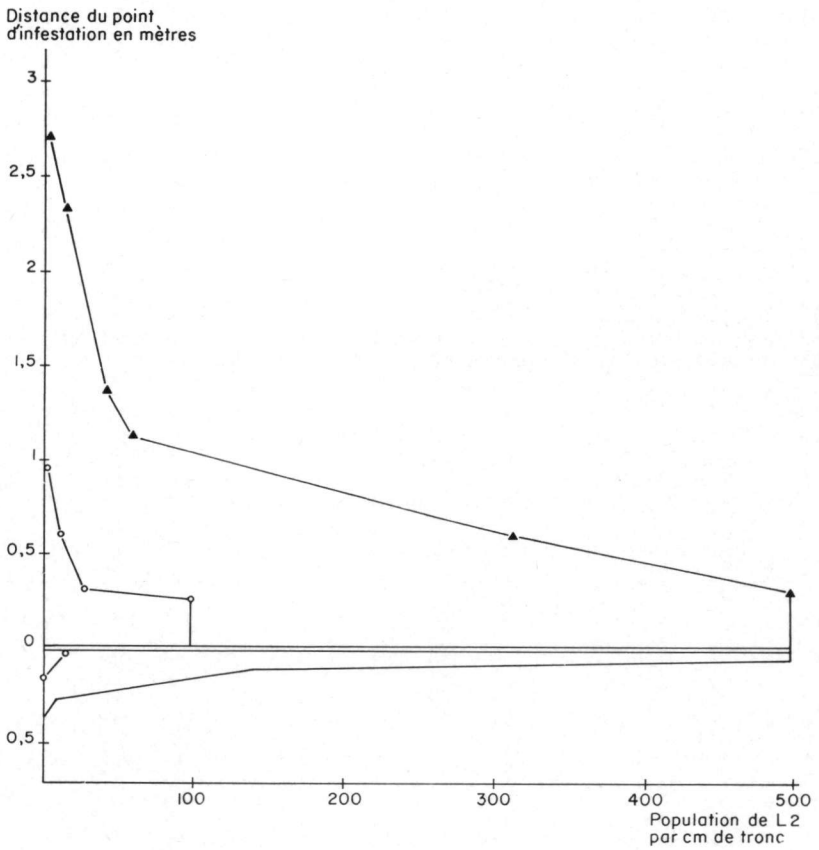



FIG. 8. — *Déplacement d'une population de larves mobiles de* M. feytaudi *à partir d'un point d'infestation O pour une infestation forte* (1 000 *pontes*) *et une infestation faible* (100 *pontes*)

La figure 8 concernant la distance des déplacements indique que 90 p. 100 des larves qui éclosent en un point O se fixent au-dessus de ce point ; ces résultats confirment donc ceux obtenus avec les piégeages adhésifs et concordent avec les observations effectuées par divers auteurs : MacCambridge (1964) pour *M. acalyptus* Herbert,

Bodenheimer et Neumark (1955) pour *M. Josephi* Bod. et Duda (1961) pour *M. resinosae* B. et G. indiquent que les L1 se déplacent vers les extrémités de l'arbre.

### 2.15. *Phototropisme et géotropisme*

De nombreux auteurs ont cité dans leurs travaux le sens d'orientation des L1 mobiles, souvent sans dissocier la part due au phototropisme de celle due au géotropisme ; de plus ont été parfois confondus les tropismes des larves en période d'inactivité postnatale et de celles en cours de déplacement vers le lieu de fixation. Chez le Margarodide *Gueriniella serratulae*, Vayssière (1926) a démontré que durant la période d'inactivité postnatale les larves avaient un phototropisme négatif et durant la phase de migration un phototropisme positif. Tout ceci conduit à une certaine confusion dans la bibliographie. Il semble cependant que les L1 de cochenilles en cours de migration aient le plus souvent des déplacements ascendants, si l'on excepte quelques espèces parmi lesquelles on peut citer *Phenacoccus picea* Loew (Vayssière, 1926) par contre l'espèce voisine *Phenacoccus peyrerimhoffi* Vayss. a un comportement inverse.

Chez *M. feytaudi* les larves manifestent un géotropisme négatif et un phototropisme positif très marqué, le dernier prenant le dessus sur le premier comme l'indique la figure 7. Boratynski (1952) arrive aux mêmes conclusions chez *Matsucoccus pini* (Green).

Dans la nature, des pièges adhésifs ceinturant le tronc capturent les L1 à la partie inférieure ce qui indique un mouvement ascendant des larves le long du tronc. Ce mouvement ascendant est dû uniquement aux tropismes cités plus haut et non aux tactismes si l'on tient compte de l'expérience suivante comportant 3 phases :

1. sur un arbre en place, dans la nature, des bandes pièges adhésives capturent des L1 à leur partie inférieure ;

2. l'arbre est coupé à sa partie supérieure et inférieure et l'on ne conserve que 2 à 3 mètres de tronc qui sont plantés verticalement dans le sol sur 20 à 30 centimètres. Le résultat des piégeages est identique au cas 1 ;

3. ce tronçon de 2 à 3 mètres est extrait du sol et replanté en sens inverse (le sommet dans le sol). Après une brève période « d'hésitation » les L1 reprennent leur mouvement ascendant.

### 2.16. *Distance des déplacements*

L'étude de l'amplitude des déplacements effectués par les L1 des cochenilles a préoccupé de nombreux auteurs car souvent la contamination des plantes saines situées au voisinage des plantes infestées a lieu le plus souvent à ce stade. Comme nous l'avons déjà dit les observations sont délicates par suite de la petite taille des larves mobiles. Herbert (1920), a démontré que les larves néonates d'*Ehrhornia cupressi* Ehr. effectuaient des déplacements moyens de 126 centimètres en 54 heures. Vayssière (1926) indique que *Gueriniella serratulae* Comst. peut effectuer dans l'heure des déplacements variant de 1,65 mètre à 4,83 mètres : Shorkin, 1937, a constaté que la plus grande distance parcourue, dans une direction, par une L1 de *Quadrasipidiotus perniciosus* Comst. était de l'ordre de 3 mètres ; Quayle (1911) a calculé que *Aonidiella*

*aurantii* (Maskell) et *Lepidosaphes beckii* (Newman) pouvaient parcourir 135 mètres en 4 jours.

Les observations de ce type ont souvent été effectuées sur quelques individus et dans des conditions artificielles en plaçant par exemple les larves sur une feuille de papier au laboratoire ; la plupart du temps elles n'ont qu'une valeur indicative, ainsi Taketani (1972) indique que les L1 de *M. matsumurae* se déplacent sur des distances considérables ; nous estimons comme Beardsley et Gonzalez, 1975, que la vitesse et la durée du déplacement dépendent beaucoup du substrat sur lequel les larves évoluent et que seul le substrat habituel de l'espèce étudiée doit être utilisé pour une étude quantitative du phénomène.

Une série d'expérimentations de terrain a consisté à infester plusieurs arbres indemnes de *M. feytaudi* en un point précis, avec une quantité de pontes connue. Après la fin des fixations, ou en automne au moment où les L2 ont acquis un développement suffisant pour être bien visibles, les arbres infestés sont débités en rondins de 10 centimètres : chaque rondin est mesuré (diamètre extérieur, diamètre bois, épaisseur du liber) puis décortiqué au scalpel sous loupe binoculaire dans le but de déterminer le nombre exact des larves vivantes fixées. Le fût des arbres infestés artificiellement est traité ainsi de la base jusqu'au sommet et la densité des larves exprimée en nombre de larves par centimètre de hauteur de fût.

En population faible (100 pontes) les larves ont tendance à se fixer à proximité du point d'éclosion : plus de 50 p. 100 de la population se déplace de moins de 25 centimètres. En population forte (1 000 pontes) les larves effectuent des déplacements plus importants, quoique limités puisque près de 60 p. 100 des individus se fixent à moins de 50 centimètres (fig. 8 et tabl. 5), une partie non négligeable de la population (3 p. 100) à une distance de 2,5 à 5 mètres et quelques individus isolés à 4-5 mètres.

TABLEAU 5

*Distance des déplacements des larves mobiles de* M. feutaudi

| Distance parcourue | p. 1 000 de la population ayant parcouru une distance de moins de « x » mètres | |
|---|---|---|
| | en population forte | en population faible |
| 0-0,5 m | 579 | 893 |
| 0-1 m | 878 | 1 000 |
| 0-1,5 m | 948 | |
| 0-2 m | 982 | |
| 0-2,5 m | 997 | |
| 0-3 m | 1 000 | |

Cette différence entre la répartition des larves de 1er âge en population faible et en population forte semble due à la saturation en larves des fissures des écorces ; les larves s'éloignent du lieu d'éclosion pour trouver un point favorable à leur fixation. La saturation intervient à partir de 20 larves au centimètre carré d'écorce, la densité à l'unité de surface de fissure est évidemment beaucoup plus importante.

### 2.17. *Comportement de fixation*

Les critères de la détermination par la larve du lieu favorable à la fixation sont mal connus. Il semble qu'une fois engagée au fond des fissures des écorces elle commence à dérouler ses stylets lorsqu'elle a pu trouver des conditions thigmotactiques favorables.

Expérimentalement il est possible d'obtenir la fixation de larves mobiles sur des supports extrêmement variés ; fragment d'écorce, papier, membrane de baudruche ou de « parafilm » tendue sur l'ouverture d'une boîte en matière plastique. La fixation sur ces divers supports n'a lieu que si la larve dispose d'un appui dorsal la plaquant sur le matériau sur lequel elle va se fixer. Au laboratoire une simple lamelle pour préparations microscopiques posée sur le substrat de fixation et sous laquelle la larve peut s'engager est suffisante pour obtenir la fixation. Il semble donc que l'appui dorsal soit la seule condition thigmotactique nécessaire à la fixation sur une surface pénétrable par les stylets.

Une fois le déroulement et la coaptation des stylets terminés la larve cesse ses mouvements antennaires ; sa forme, allongée durant la période de mobilité, s'arrondit jusqu'à devenir pratiquement sphérique ou ovoïde en fin de stade L1.

### 2.18. *Conclusion*

L'étude des diverses séquences comportementales intervenant entre l'éclosion et la fin de la fixation de la larve de 1$^{er}$ âge montre qu'elle obéit à divers stimulus physiques, et que son rôle dans la colonisation du végétal et du peuplement forestier est essentiellement passif : elle ne choisit pas l'arbre, ou sur ce dernier le lieu qui assurera son meilleur développement. Les larves qui éclosent sur un arbre mort depuis peu se fixent de la même façon que si l'arbre était vivant.

## 2.2. *Stade pronymphe* (fig. 9)

Les comportements de déplacement des pronymphes de *M. feytaudi* se caractérisent par une descente marquée des populations vers la base du fût de l'arbre hôte et par des déplacements sur de grandes distances.

Les informations bibliographiques concernant le déplacement des pronymphes des diverses espèces de *Matsucoccus* sont pratiquement inexistantes si ce n'est MacCambridge (1964), qui indique chez *M. acalyptus* un déplacement des individus des extrémités des branches vers le fût et la possibilité pour les pronymphes de tisser leur cocon dans la litière à plusieurs pieds de distance de l'arbre hôte.

Ducasse (1938, 1941) n'a fait chez *M. feytaudi* aucune observation à ce stade. Pour cette espèce le tableau 6 portant sur 10 échantillons de pièges adhésifs, indique nettement que 85 p. 100 de la population de pronymphes est capturée à la partie supérieure de la bande piège, ceci montre un mouvement des individus du haut vers la base de l'arbre. L'observation visuelle directe des individus en cours de déplacement sur le tronc fournit évidemment des observations de même ordre.

La recherche d'un abri favorable pour le tissage du cocon conduit les pronymphes écloses de L2 ayant vécu sur le houppier ou les grosses branches à gagner le fût de

FIG. 9. — *Pronymphe de* Matsucoccus feytaudi *Duc*

l'arbre hôte en effectuant un déplacement de 5 à 10 mètres. Sur des jeunes pins maritimes de 2-3 mètres de haut, à surface fissurée très faible, les pronymphes de *M. feytaudi* tissent leur cocon dans la litière à proximité immédiate du collet de l'arbre hôte ; elles se trouvent ainsi placées dans des conditions microclimatiques particulières et

TABLEAU 6

*Exemple de dénombrements de captures de pronymphes à la partie supérieure et à la partie inférieure de bandes adhésives placées autour du fût*
(83-Les Campaux, 19 au 21.01.1967)

| Captures | Echantillons, nos | | | | | | | | | | Total | p. 100 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | |
| Haut de bande..... | 7 | 15 | 19 | 73 | 44 | 49 | 5 | 11 | 73 | 52 | 348 | 95 |
| Bas de bande..... | 0 | 1 | 2 | 2 | 3 | 5 | 0 | 2 | 3 | 1 | 19 | 5 |
| Total..... | 7 | 16 | 21 | 75 | 47 | 54 | 5 | 13 | 76 | 53 | 367 | 100 |

dans la zone d'activité des prédateurs de la litière : ces deux éléments modifient la dynamique des populations de pronymphes sur les jeunes arbres par rapport à ce qu'elle est sur un arbre adulte.

Les conditions nécessaires à l'arrêt du mouvement de descente des pronymphes le long du fût sont liées à la qualité de l'écorce définie par son épaisseur et sa fissuration, et à un degré moindre au niveau de la population elle-même. Ce phénomène sera défini lors de l'étude de la répartition des pronymphes sur le fût.

### 2.3. *Stade mâle*

Le mâle est le seul stade qui soit ailé (fig. 10) ; c'est le cas de presque toutes les cochenilles.

FIG. 10. — *Mâle de* Matsucoccus feytaudi *Duc*

Les mâles, hormis la possibilité de voler, se caractérisent des autres stades de *M. feytaudi* par :

— une durée de vie très courte (12 à 24 heures) ;

— des déplacements ascendants le long du fût de même sens que ceux des larves de 1er âge, mais beaucoup plus importants ;

— un rythme quotidien d'éclosions très directement lié aux heures d'ensoleillement.

Dans la nature les mâles ont un sens de déplacement ascendant le long des fûts, comme le montre le tableau 7, dans lequel plus de 90 p. 100 de la population est capturée à la partie inférieure de la bande piège adhésive ; par grand vent les mâles se

déplacent en marchant sur la surface du fût à une vitesse de l'ordre du centimètre par seconde, par contre lorsque le temps est calme ils volent en abondance d'un arbre à l'autre du peuplement. Dans ces conditions, il est possible de les capturer sur des supports divers ; arbre mort depuis plusieurs années, poteau. Ils se collent en abondance sur les feuilles de *Cistus montspeliensis* fréquent dans le maquis des Maures.

TABLEAU 7

*Exemple de dénombrements de captures de mâles de* M. feytaudi *à la partie supérieure et à la partie inférieure de bandes adhésives placées autour du fût*
(83-Les Campaux 8 au 24.2.1966)

| Captures | Echantillons, nos | | | | | | | | | | Total | p. 100 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | |
| Haut de bande..... | 6 | 16 | 9 | 0 | 13 | 5 | 18 | 49 | 6 | 1 | 123 | 7 |
| Bas de bande..... | 158 | 478 | 450 | 146 | 92 | 84 | 55 | 66 | 34 | 35 | 1 598 | 93 |
| Total ..... | 164 | 494 | 459 | 146 | 105 | 89 | 73 | 115 | 40 | 36 | 1 721 | 100 |

Ces déplacements des mâles d'un arbre à l'autre ont une double conséquence sur les populations de la cochenille :

— ils évitent l'autogamie de la population en cours de multiplication sur un arbre par apport de mâles éclos sur les arbres voisins ;

— ils permettent la propagation de la cochenille dans le peuplement. En effet il existe un écart relativement important dans la phénologie d'une population et par suite de la faible durée de vie des mâles la probabilité de rencontre des 2 sexes est faible ; elle est augmentée, pour les arbres ayant un faible niveau de population donc peu de mâles, par leur grande dispersion à partir des arbres voisins fortement infestés.

Les mâles parcourent souvent des distances de 4 à 5 mètres sur le fût de l'arbre dont ils sont originaires, leurs trajets étant la plupart du temps hésitants, ils prospectent ainsi une grande surface à la recherche des femelles à féconder.

L'intensité des éclosions des mâles est très différente d'une journée à l'autre et dans une même journée d'une heure à l'autre par suite de la réaction très rapide aux conditions thermiques de la nymphe dans son cocon. Des nymphes stockées au laboratoire à 7 °C éclosent en quelques minutes lorsqu'elles sont placées à des températures de 20-25 °C. Cette réaction rapide explique que dans la nature les maximums des sorties aient lieu entre 10 heures et 16 heures et soient très réduits en dehors de cette période. Sur un même arbre les populations capturées par journée ensoleillée à 11 h 30 et à 19 heures peuvent varier de 1 à 20.

Le nombre de copulations possibles pour le mâle n'a pu être totalement élucidé. Rieux (1973) indique que les mâles de *M. pini* Green meurent rapidement après un ou quelques accouplements ; il ne donne pas de précision supplémentaire. Des dissections de mâles de *M. feytaudi* montrent qu'après un seul accouplement le mâle n'a pas épuisé totalement son stock de spermatozoïdes, mais nous n'avons jamais constaté

un 2e accouplement. Une étude plus précise sera faite par ailleurs ; actuellement il est possible d'affirmer que morphologiquement le mâle peut copuler au moins 2 fois (d'après l'évolution de son stock de spermatozoïdes), mais il n'est pas sûr que sa faible durée de vie, ou sa « vigueur » le lui permette. Ce problème apparemment secondaire, devient capital lorsqu'on sait que le taux des sexes est voisin de 1, et que dans certains cas les populations de mâles sont en « déficit » par rapport aux populations de femelles ; si le mâle ne copule qu'une fois, ce « déficit » est conservé et une partie de la population femelle n'aura pas de descendance.

2.4. *Stade femelle*

Les femelles de *M. feytaudi*, de morphologie très voisine des pronymphes, ont un comportement semblable pour le sens et l'amplitude de leurs déplacements mais diffèrent en ce qui concerne les séquences intervenant au cours du parcours.

TABLEAU 8

*Exemple de dénombrements de captures de femelles de* M. feytaudi *à la partie supérieure et à la partie inférieure de bandes adhésives placées autour du fût*
(83-Les Campaux 24.02 au 1.03.66 et 1.03 au 2.03.1967)

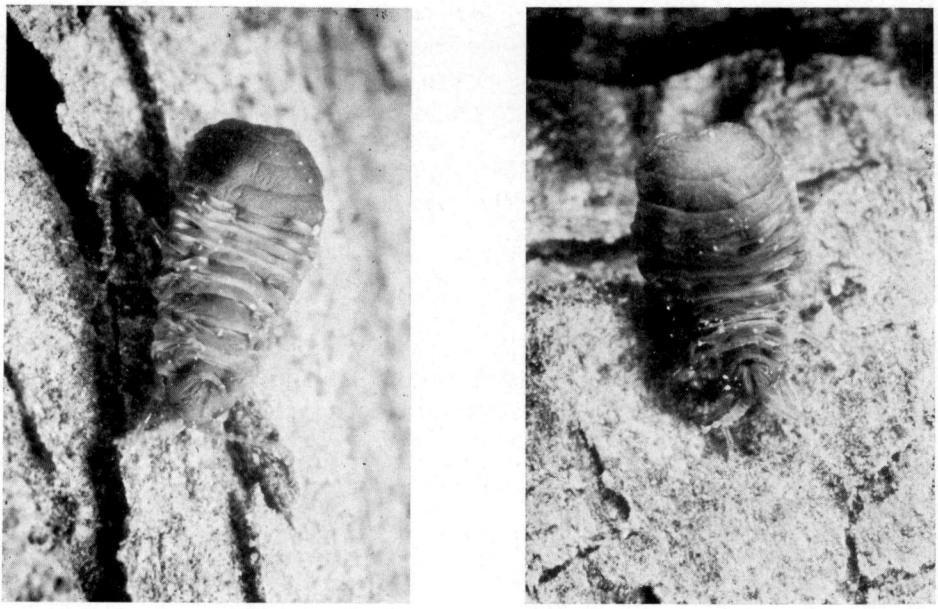
| Captures | Echantillons, nos | | | | | | | | | | Total | p. 100 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | |
| Haut de bande..... | 40 | 157 | 36 | 13 | 53 | 15 | 37 | 34 | 81 | 79 | 548 | 95,5 |
| Bas de bande..... | 1 | 12 | 0 | 0 | 2 | 0 | 8 | 0 | 0 | 2 | 25 | 4,5 |
| Total ..... | 41 | 169 | 36 | 13 | 55 | 15 | 45 | 34 | 81 | 81 | 573 | 100 |

Le tableau 8 montre que les femelles manifestent un géotropisme positif très marqué puisque 95,5 p. 100 des individus sont capturés à la partie supérieure du ruban adhésif ; Parr (1939) pour *M. gallicolus* Morr., et MacKenzie (1943) pour *M. vexillorum* Morr., Rieux (1973) pour *M. pini* Green, notent une orientation semblable.

La période de mobilité des femelles se divise en 5 phases :

• *Eclosion et déplacement précopulatoire* : le dégagement de la femelle de son exuvie (larve de 2e âge) demande plusieurs minutes et est suivi d'un déplacement de quelques dizaines de centimètres en dessous du point d'éclosion, la femelle parcourant la surface des écorces.

• *Posture d'appel* : après ce court déplacement la femelle s'arrête, la tête orientée vers le bas ; elle incurve son abdomen qui fait un angle voisin de 60 à 90 degrés par rapport à son thorax. Cette position, très particulière, correspond à une posture d'appel, classique chez de nombreuses espèces de cochenilles : la femelle reste ainsi plusieurs heures en attendant le mâle. Si la copulation ne survient pas dans les 48 heures suivant l'éclosion, les cires qui englobent normalement la ponte commencent à être secrétées par l'abdomen de la femelle ; elles rendent toute copulation impossible (fig. 11).



(a) (b)

FIG. 11. — *Femelle de* Matsucoccus feytaudi *Duc*
*a*) en cours de déplacement
*b*) en posture d'appel.

• *Copulation* : durant la phase d'appel la femelle émet des substances attractives pour le mâle dans un rayon de quelques centimètres. Les mâles se déplacent sur le fût des pins ; à proximité immédiate d'une femelle ils changent de direction, si cela est nécessaire pour que la rencontre se produise et copulent rapidement.

L'existence d'un attractif sexuel émanant de la femelle vierge a été démontrée par Doane (1926) chez *Matsucoccus resinosa* B. et G., en utilisant la « chambre de vol » décrite par Kring (1966) et destinée à l'étude du comportement des Aphides. De même que Rieux (1973) a déterminé que la portion médiodorsale de l'abdomen de la femelle de *M. pini* Green et de *M. feytaudi* Duc. est attractive pour le mâle. Dans cette zone sont situés les cicatrices dorsales qui semblent être le siège de l'émission de phéromones sexuelles.

Le même phénomène d'attraction sexuelle a été observé par Tashiro (1967) chez la diaspine *Aonidiella aurantii* (Mask) et Moreno (1972) a démontré que la zone attractive pour le mâle d'*Aonidiella citrina* (Coquillet) et d'*Aonidiella aurantii* (Maskell) était située au niveau des glandes pygidiales de la femelle.

La copulation ne dure le plus souvent que quelques secondes et en général moins d'une minute. Il semble qu'une seule copulation suffise pour que la femelle ait une ponte « normale » ; souvent plusieurs mâles cherchent sans succès à copuler avec une même femelle. Quelques minutes après l'accouplement la femelle ne provoque plus la réponse des mâles passant à proximité.

Les femelles éclosent assez régulièrement durant la journée ; les mâles par contre, si l'ensoleillement est important, sortent massivement des cocons en fin de matinée et en début d'après-midi ; en faible ensoleillement, le nombre des éclosions est très limité. Les sorties de femelles sont moins touchées par la variation de l'ensoleillement, il se produit assez souvent une non coïncidence dans le rythme des éclosions des 2 sexes. Elle est compensée par la possibilité pour la femelle de rester 48 heures en posture d'appel. En conséquence, le pourcentage de femelles fécondées présentes sur le tronc des pins varie en cours de journée, comme le montre l'expérience suivante en 2 temps :

— récolte à l'aide d'une pince souple de femelles prises au hasard sur les fûts des pins. Les femelles sont placées individuellement dans des capsules en gélatine de 1 millilitre. Elles sont différenciées par un repère de couleur indiquant l'heure de la récolte ;

— 3 jours plus tard les capsules stockées entre temps à 20-25 °C sont ouvertes, la cire sécrétée par la femelle est écartée à la pince souple pour rendre les œufs visibles afin de noter le nombre de femelles ayant pondu.

TABLEAU 9

*Evolution du taux de fécondation des femelles en activité sur le tronc au cours de la journée* (83-les Campaux 24.02.1966)

| Heure de récolte | Nombre de femelles | | p. 100 de femelles fécondées |
|---|---|---|---|
| | récoltées | ayant pondu | |
| 9 h 30 à 10 h 30 ... | 195 | 81 | 42 |
| 12 h à 18 h ..... | 163 | 145 | 89 |
| 18 h 30 à 19 h ..... | 27 | 25 | 93 |

Le taux de fécondation des femelles en activité à la surface du fût (tabl. 9) est sous-estimé car l'expérimentateur a tendance à récolter les femelles en posture d'appel qui restent immobiles ; le déplacement postcopulatoire suivant immédiatement la phase de copulation, les femelles venant de copuler restent donc très peu de temps visibles ; elles ont moins de chance d'être récoltées que les femelles en posture d'appel.

• *Déplacement postcopulatoire* : immédiatement après la copulation la femelle cesse sa posture d'appel, devient non attractive pour le mâle et reprend son déplacement vers la partie inférieure du pin à la recherche d'un abri favorable au dépôt de la ponte. Elle ne se déplace plus comme durant le déplacement préliminaire à la surface des écorces, mais dans les fissures du rythidome montrant ainsi une inversion de son phototropisme qui devient négatif. En général elle s'insère entre les feuillets même écartés de 3 à 4 dixièmes de millimètres. Les conditions d'épaisseur d'écorces favorables seront exposées au chapitre : répartition verticale des populations.

• *Dépot de la ponte* : l'insertion de la femelle dans les feuillets peu écartés du rythidome demande plusieurs minutes ; une fois terminée elle commence à pondre. L'écrasement de la femelle est une nécessité mécanique indispensable au bon dépôt

de la ponte, mais non une exigence thigmotactique pouvant paraître indispensable à son déclenchement : les femelles mises dans l'impossibilité de trouver un abri pondent mais les œufs sont mal couverts par la cire et disposés irrégulièrement.

Les thigmotactismes sont complétés par un phototropisme négatif : si une partie de tronc d'un arbre en place est protégée de la lumière sur une longueur de 30 à 40 centimètres, par un carton noir opaque maintenu légèrement écarté de l'écorce par de fines cales, afin d'éviter que les femelles puissent se réfugier entre le tronc et le carton, le nombre de pontes déposées sur la partie protégée est supérieur de 15 à 20 p. 100 à celles observées sur la partie non protégée ; cette expérience simple montre bien la superposition des facteurs thigmotactiques et phototropiques.

Le dépôt complet de la ponte demande 48 à 72 heures chez *M. feytaudi* ; chez *M. resinosae* B. et G. ce délai serait de 3 à 4 jours (Duda, 1961).

### 2.5 *Conclusions.*

Cette analyse des comportements de déplacement laisse supposer qu'ils sont sous la dépendance directe des facteurs physiques du milieu même si certaines séquences, en particulier l'arrêt des déplacements, sont partiellement liées à la morphologie du végétal. Parfois le niveau de la population, influe sur l'amplitude des déplacements, mais ne modifie pas fondamentalement les comportements. On peut admettre qu'une population de *M. feytaudi* se comporte comme si le végétal était « inerte », autrement dit la cochenille ne semble pas tenir compte des « qualités » physiologiques du végétal mais seulement du support physique que lui procure la plante. Ceci est confirmé par des observations de Riom et Gerbinot (1976) qui indiquent que des larves mobiles de *M. feytaudi* se fixent sur d'autres espèces de pins que le Pin maritime, même si leur fixation est obligatoirement vouée à l'échec.

Le comportement des femelles néoténiques est limité à la réponse à l'appel du mâle par émission de phéromones sexuelles et à la recherche d'un abri permettant le dépôt de la ponte. La femelle, comme la L1, ne sélectionne pas un végétal pouvant assurer le devenir de l'espèce ; elle a tendance à pondre sur le végétal qui a assuré sa vie larvaire et éventuellement sur n'importe quel support pourvu que soient réunies les conditions répondant à ses exigences thigmotactiques.

Cette relation entre l'insecte et le végétal sera à prendre en compte lors de l'étude de la dynamique des populations et des causes des pullulations de l'espèce.

Il faut aussi remarquer une forte tendance à l'autogamie des populations, au niveau de chaque arbre d'un peuplement, compensée partiellement par une dispersion relativement importante des mâles.

En termes de comportement le « territoire de l'espèce » est constitué par l'arbre et non le peuplement forestier ; la colonisation progressive d'une forêt peut être considérée comme un « accident » pour l'espèce ; autrement dit sa propagation est le fait d'une dispersion anémophile, entomophile... et non la résultante d'un comportement particulier.

L'étude suivante analysera la structure des populations de chaque stade, au niveau de l'arbre, en se basant, pour leur interprétation, sur les séquences comportementales décrites dans cette note.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Remerciements

Ce travail, effectué dans le cadre du Département des Recherches Forestières, de l'I.N.R.A., a bénéficié de l'aide de la D.G.R.S.T. — Comité Lutte Biologique (contrat n° 68.01.283 et avenants 1-2-3, responsable scientifique J. RIOM).

## Summary

### *Behaviour of* Matsucoccus feytaudi *Duc.*

The life-cycle of M. *feytaudi*, a monovoltine species is determined by the first larval stage and more specially by the setting off of the passage from L1 to L2. Under various experimental conditions (early or late infestations, air-conditioned trunks in the natare, laboratory tests on young pines ...) the first instar may last 100 to 200 days (140 days under natural conditions) without the general cycle of the insect being disturbed. The high temperatures in the months of July and August induce an estivation at the end of the L1 instar, temperatures of 10-15 °C are necessary to cause the passage from L1 to L2.

The behaviour of the mobile stages (first instar larva, pronymph, male and female) is mainly studied in terms of the moving habits which condition the way of settling the tree. The chief part played by the first instar larva in the population dynamics of the species explains the importance of its study. After a postnatal inactivity period (12 to 15 days at 15 °C, 3 to 4 days at 25 °C) it presents a short mobility period (8 to 43 hours for 75 p. 100 of the population) ; The larva shows a positive phototropism and a negative geotropism and often moves on short distances : less than 25 to 45 cm according to the population density for 50 p. 100 of the population, a low percentage of the individuals (0.3 p. 100) covers a distance of 2.5 to 3 meters. The population density acts on the movement range but never on its direction.

The sequences of male and female behaviour were analysed.The relations between the plant and the insect cannot be simpler, as the cochineal seems at no time to take of the physiological « properties » of the host plant and behaves as if the tree was an inert physical medium.

## Références bibliographiques

BEAN J. A., GODWIN P. A., 1955. Description and bionomics of a new red pine scale, *Matsucoccus resinosae. For., Sci.* **1,** 164-176.

BODENHEIMER F. S., 1927. Les frontières écologiques d'une cochenille, le *Guerinia serratulae. Bul. Soc. Ent. France*, p. 195.

BODENHEIMER F. S., NEUMARK S., 1955. The Israel pine *Matsucoccus*. Turim Press Ltd., Jerusalem, 122 p.

BORATYNSKI K. L., 1952. On the Biology of some British *Coccoidea. Proc. R. entom. Soc. Lond.* (A), **26,** 43-44.

BORATYNSKI K. L., 1952. *Matsucoccus pini* (Green, 1925) (*Homoptera, Coccoidea, Margarodidae*). Bionomics and external anatomy with reference to the variability of some taxonomic characters. *Trans, Roy. Ent. Soc. Lond.*, **103** (9), 285-326.

BORATYNSKI K. L., 1959. *Matsucoccus pini* (Green) in Norfolk. *Ent. Mon. Mag.*, **95** (1145), 240.

CARLE P., 1968. Méthode d'obtention massive des pontes de *Matsucoccus feytaudi* Duc. par piégeages des femelles. *Ann. Sci. Forest.*, **25** (2), 57-68.

CARLE P., 1971. Les phénomènes présidant aux successions d'insectes dans le dépérissement du Pin maritime du Var. Lutte biologique en forêt. Pont-à-Mousson, nov. 1969. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, n° hors série, 177-192.

CARLE P., 1973. Le dépérissement du Pin mesogéen en Provence. Rôle des insectes dans les modifications d'équilibre biologique des forêts envahies par *Matsucoccus feytaudi* Duc. Thèse, Université Bordeaux I, n° 377.

CHARARAS C., 1964. Le Pin maritime. Dépérissement général dans le Var. Etude du rôle des insectes, des conditions climatiques, des facteurs biologiques. *Encyclopédie entomologique*. Série A. T. XL., 1 vol., P. Lechevalier Ed.

DOANE C. C., 1966. Evidence for a sex attractant in females of the red pine scale. *J. Econ. Entomol.*, **59,** 6, 1539-1540.

DUCASSE G., 1938. Quelques observations sur une cochenille *Matsucoccus matsumurae* Kuwana. *Rev. Zool. Agr. Appl.*, **37,** 129-133.

DUCASSE G., 1941. Notes sur *Matsucoccus feytaudi* (*Homoptera Coccidae*). *Rev. Fr. Ent.*, **8,** 217-225.

DUDA E. J., 1961. Some aspects of the biology and ecology of the red pine scale, *Matsucoccus resinosae* B. et B. *Doctoral dissertation, Univ. Mass.*

DUDA E. J., 1962. The genus *Matsucoccus* with special reference to *Matsucoccus resinosae*. *Sci. tree Topics*, II, 9, I, 10.

FIESCHI V., GAUSSEN H., 1932. Classification des Pins maritimes. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, **64,** 10 p.

GAUSSEN., 1950-1952. Les pinoïdines : organes du sporophyte. In : *Les gymnospermes actuelles et fossiles*. Fasc. IV, chap. VIII. Trav. du Labo. Forest. de Toulouse II.

GENTILLE A. G., SUMMERS F. M., 1958. The biology of San José scale on peaches with special reference to the behavior of males and juveniles. *Hilgardia*, **27** : 269-285.

GIARD., 1894. Troisième note sur les Margarodes. *C. R. Soc. Biol.*, **46,** 710.

HARTZELL A., 1956. Two next host of *Matsucoccus* bark scale. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **18** : 281-282.

HARTZELL A., 1957. Red pine scale with special reference to its host plants and cold hardiness. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **18,** 421-428.

HERBERT F. B., 1919. A new species of *Matsucoccus* from pines in California (*Hemiptera, Homoptera*). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, **21,** 157-162.

HERBERT F. B., 1920. Cypress bark scale. *U. S. Dept. Agr. Bul.*, **838,** 22 p.

HERBERT F. B., 1921. The genus *Matsucoccus* with a new species. *Proc. Ent. Soc. Wash.*, **23,** 15-22.

JOLY R., 1963. *Matsucoccus feytaudi* Duc. (*Coccidae, Margarodidae*). Nouvelles stations en France. Son importance forestière. *Revue For. Fr.*, n° 3, 203-207.

JONES E. P., 1936. The bionomics and ecology of red scale *Aonidiella aurantii* Mask. in Southern Rhodesia. *Brit. So. Africa Co. Mazoe Citrus Expt. Sta.* Pub. 5, 11-52.

KRING J. B., 1966. An aphid flight chamber : construction and operation. *J. Econ. Entomol.*, **59,** 1518-20.

MCCAMBRIDGE W. F., PIERCE D. A., 1964. Observations on the life history of the Pinyon Needle Scale *Matsucoccus acalytus* (*Homoptera, Coccoidea, Margarodidae*). *Ann. Ent. Soc. Amer*, **57,** 197-200.

MACINTYRE T., 1956. *Matsucoccus resinosae* B. et G. on red pine in Connecticut. *Proc. Tenth. Int. Cong. Entomol.*, vol. 4., 369-371.

MACKENZIE H. L., 1941. *Matsucoccus bisetosus* Morrison, a potentiel enemy of California pines. *J. Econ. Entomol.*, **34,** 783-785.

MACKENZIE H. L., 1942. A new species of *Matsucoccus* attacking pinon pine in California (*Homoptera, Coccoidea, Margarodidae*). *Microentomology*, **6,** 2-5.

MACKENZIE H. L., 1942. Seasonal history of the Margarodid scale, *Matsucoccus bisetosus* Morrison, occuring on ponderosa and jeffrey pines in California (*Homoptera, Coccoidea, Margarodidae*). *Microentomology*, **7,** 19-24.

MACKENZIE H. L., 1943. The seasonal history of *Matsucoccus vexillorum*, Morrison (*Homoptera, Coccoidea, Margarodidae*). *Microentomology*, **8,** 42-52.

MACKENZIE H. L., GILL L. S., ELLIS D. E., 1948. The Prescott scale (*Matsucoccus vexillorum*) and associated organisms that cause flagging injury to ponderosa pine in the Southwest. *J. Agr. Res.*, **76,** 33-51.

MARCHAL P., 1922. La métamorphose des femelles et l'hypermétamorphose des mâles chez les *Coccidae* du groupe des Margarodes. *C. R. Acad. Sci.*, 1091-1096.

MORENO D. S., 1972. Location of the site of production of the sex pheromone in the yellow scale and the California red scale. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **65,** 1283-1286.

MORRISON H., 1928. A classification of the higher groups and genera of the Coccid family *Margarodidae*. Tech. Bull. n° 52, USDA, 239 p.

MORRISON H., 1939. Description of new species of *Matsucoccus* (*Hemiptera, Coccidae*). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, **42,** 1-20.

NEL R. G., 1953. A comparison of *Aoenidiella aurantii* and *Aoenidiella citrina*, including a study of the internal anatomy of the latter. *Hilgardia*, **7,** 417-466.

PARR T. J., 1939. *Matsucoccus* sp., a scale insect injurious to certain pines in the Northeast (*Hemiptera, Homoptera*). *J. Econ. Entomol.*, **32,** 624-630.

PARTRIDGE A. D., SCHENEK J. A., 1961. Dieback of *Ponderosa pine* in Northern Idaho. *Research note n°* 19, *Coll. For. Univ. Idaho*, Moscow. Id.

PLUMB G. H., 1950. A new and serious insect pest of red pine. *Conn. Agr. Exp. Sta. Spec. Circ.*, 4 p.

QUAYLE H. J., 1911. Locomotion of certain young scale insects. *Jour. Econ. Entomol.*, **4,** 301-306.

RICHARDS W. R., 1960. A new species of *Matsucoccus* Cockerell (*Homoptera, Coccoidea*). *Can. Entomol.*, **92,** 179-181.

RIEUX R., 1973. Contribution à la connaissance de la biologie et de l'écologie de *Matsucoccus pini* Green, 1925. *Thèse doctorat de spécialité* (*Biologie appliquée, Option écologie*), Université de Provence.

RIEUX R., 1975. La spécificité alimentaire dans le genre *Matsuccoccus* (*Homoptera, Margarodidae*) avec référence spéciale aux plantes hôtes de *M. pini* Green. *Ann. Sci. For.*, **32,** 157-168.

RIEUX R., 1976. *Matsucoccus pini* Green dans le Sud-Est de la France. Variations intraspécifiques. Comparaison avec des espèces les plus proches. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **8,** 231-263.

RIOM J., GERBINOT B., BOULBRIA A., FABRE J. P., 1971. Eléments de la bioécologie de *Matsucoccus feytaudi* Duc. (*Coccoidea, Margarodidae*) et de ses prédateurs dans le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France. « Lutte Biologique en Forêt ». Pont-à-Mousson, nov. 1969. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, n° hors série, 153-176.

RIOM J., 1976. Protandrie et décalage phénologique des 2 sexes chez *Matsucoccus feytaudi* Duc. (*Coccoidea, Margarodidae*) *C. R. Acad. Sci.* (sous presse).

RIOM J., GERBINOT B., 1977. Etude biologique et écologique de la cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi* Duc., 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae*) dans le Sud-Est de la France. 1. Biologie générale et phénologie. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9** (1).

SCHVESTER D., 1967. Observations générales sur le dépérissement du Pin maritime dans les Maures. *Rev. For. Franç.*, n° 6, 374-384.

SCHVESTER D., CARLE P., RIOM J., 1970. Le « Dépérissement du Pin maritime dans le Var ». Etat actuel du problème. *Rev. For. Franç.*, **22,** n° spécial : « La lutte biologique en Forêt », 240-245.

SCHVESTER D., 1971. *Matsucoccus feytaudi* Duc. et « dépérissement du Pin maritime ». « Lutte biologique en Forêt ». Pont-à-Mousson, nov. 1969. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* n° hors-série, 139-151.

SIEWNIAK M., 1969. Uber eine Schildlaus des Gattungs *Matsucoccus* als neuer, weitverbreiteter Schadfaktor der sog. « Kiefernsterbens ». *Arch. Forstwes.*, **18,** (9-10), 1043.

STOFBERG F. J., 1937. The biology of the citrus mussel scale (*Lepidosaphes pinnaeformis* (Bouche) Kirk). *Union S. Afr. Dept. Agr. For., Sci. Bull.*, **165,** 29 p.

STOFBERG F. J., 1937. The citrus red scale (*Aonidiella aurantii* Mask.) *Union S. Afr. Dept. Agr. For. Sci. Bull.*, **167,** 24 p.

SUTER P., 1932. Untersuchungen über Körperbau, Entwicklungsgang und Rassendifferenzierung der Kommaschildlaus, *Lepidosaphes ulmi* L. *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesell.*, **15,** 347-420.

TAKETANI A., 1972. Studies on a Margarodid scale, *Matsucoccus matsumurae* (Kuwana) (*Hemiptera, Coccoidea*). I. Bionomics. *Bull. Gov. For. Exp. Stn. Meguro. Japan*, **246,** 1-9.

TASHIRO H., 1967. CHAMBERS D. L., Reproduction in the california red scale, *Aonidiella aurantii* (*Homoptera, Diaspididae*). Discovery and extraction of a female sex pheromone. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **60,** 1166-1170.

TURNER N., 1955. *Matsucoccus* scale on red pine (*Pinus resinosa*). *Conn. Woodlands*, **20,** 58-59.

VAYSSIERE P., 1926. Contribution à l'étude biologique et systématique des *Coccidae*. *Ann. Epiphyties*, **12,** 197-382.

WATSON W. Y., UNDERWOOD G. R., REID J., 1960. Notes on *Matsucoccus macrocicatrices* Richards (*Homoptera, Margarodidae*) and its association with *Septobasidium pinicola* Snell in Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **92,** 662-667.

*Ann. Zool. — Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 211-223.

# Caractéristiques du développement de *Mamestra oleracea* L. (*Noctuidae*, *Hadeninae*) en fonction des conditions (température, temps d'éclairement) d'exposition des chenilles. Mise en évidence d'une diapause de type « estival » dans la population de la basse vallée du Rhône.

S. POITOUT et R. BUES

*Station de Zoologie,*
*Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,*
84140 *Montfavet (France)*

**Résumé**

Une fraction des individus composant la population de *Mamestra oleracea* L. de la basse vallée du Rhône manifestent un allongement du développement au stade chrysalide lorsque le développement de leurs chenilles est réalisé soit dans les conditions naturelles estivales, soit dans certaines conditions expérimentales.

L'examen des résultats obtenus par l'action de différentes combinaisons de température et photopériode sur différents stades de développement permet de confirmer la possibilité d'une diapause estivale des chrysalides. Celle-ci se manifeste exclusivement quand les chenilles sont exposées à des photophases longues (15 h 30 à 18 h) et à des températures relativement élevées (20° à 27 °C). La durée de cette diapause dépend aussi de la température à laquelle sont exposées les chrysalides : cette durée varie entre 33 et 61 jours à 20 °C et entre 27 et 76 jours à 25 °C. Le développement nymphal sans diapause est de 19 à 32 jours à 20 °C et de 13 à 26 jours à 25 °C.

*Mamestra oleracea* L. est une espèce de répartition eurasiatique et méditerranéenne dont les chenilles sont relativement polyphages. Des dégâts particulièrement importants de cet insecte sont notés sur les cultures sous serre du Nord de l'Europe.

L'hivernation a toujours lieu au stade chrysalide en état de diapause, mais selon la latitude le nombre de générations anuelles de l'espèce paraît être variable (Cayrol, 1972). Dans la région de Léningrad elle ne présente, selon Zorin et Zorina (1929), qu'une seule génération. En Angleterre elle en compte 2, la seconde étant partielle (Way et Hopkins, 1950). Dans le Sud de la France, le seul examen des fluctuations de population d'adultes (captures d'un réseau de 7 pièges lumineux) ne nous permet pas de préciser s'il existe 2 ou 3 générations. Les relevés cumulés de sept années consécutives de piégeage font apparaître 2 époques où les populations imaginales sont parti-

culièrement abondantes : l'une comprend la 2e quinzaine de mai et la 1re quinzaine de juin, l'autre s'échelonne de la 2e quinzaine d'août à la 1re quinzaine de septembre. Toutefois, les papillons sont continuellement présents d'avril à octobre et il est possible que l'espèce soit trivoltine, comme l'indiquait Spuler (1908) pour le Sud de l'Europe en général ; la 3e génération y étant vraisemblablement partielle (Cayrol, 1972).

Dans notre population locale (basse vallée du Rhône) nous avons observé une grande variabilité de la durée du développement nymphal même lorsque les insectes sont soumis, au laboratoire ou dans la nature, à des conditions où la diapause hivernale ne peut être induite. Afin de préciser le cycle évolutif de cette espèce dans le Sud de la France une connaissance plus approfondie de son écophysiologie nous est apparue nécessaire. C'est à cet effet que nous avons envisagé l'étude au laboratoire du développement nymphal en fonction des facteurs qui semblent agir de façon prépondérante dans les conditions naturelles (température, durée d'éclairement). A ce sujet, des résultats ont déjà été obtenus par différents auteurs (Lloyd, 1920 ; Way et Hopkins, 1950), mais ceux-ci n'envisageaient que l'étude de l'induction de la diapause hivernale. Les travaux que nous avons réalisés concernent plus spécialement les caractéristiques du développement nymphal lorsque les chenilles sont exposées à des conditions où ce dernier type de diapause ne peut être induit. Il est fait état de résultats concernant la diapause hivernale uniquement dans la mesure où nous avons voulu établir une comparaison entre les phénomènes. Les résultats publiés ici ont déjà fait l'objet d'une courte synthèse (Poitout et Bues, 1973).

## I. — Méthodes de travail

### A. — *Généralités relatives aux insectes utilisés*

Les expériences que nous avons faites ont toujours eu lieu avec des insectes de 1re génération d'élevage.

Les chenilles sont élevées sur milieu artificiel selon une technique d'élevage antérieurement décrite (Poitout et Bues, 1970, 1974). Le nombre d'insectes soumis à une condition donnée est compris entre 30 et 60 individus ; il peut être accidentellement réduit mais n'est jamais inférieur à 20. Il peut être exceptionnellement élevé pour les conditions particulièrement intéressantes pour notre étude où l'élevage de nombreux lots d'insectes a été réalisé (en l'occurence 25 °C avec 16 heures et 18 heures d'éclairement).

Au laboratoire la nymphose de *M. oleracea* a lieu dans le sable ; seul le moment de la prénymphose peut être noté car l'observation de la formation des nymphes entraîne un dérangement préjudiciable aux insectes. La date de nymphose n'a été notée que dans quelques cas afin de s'assurer de la courte durée de l'état prénymphal (en moyenne 2 jours à 25 °C). De ce fait, nous comprenons sous l'expression de « développement nymphal » à la fois le développement prénymphal et le développement nymphal proprement dit.

Dans les plans expérimentaux établis pour comparer des lots d'insectes placés dans plusieurs conditions, nous avons toujours tenu compte de la variabilité pouvant exister entre les insectes provenant d'origines différentes (populations, souches, parents). Elle peut être une cause importante d'erreur dans l'interprétation des résul-

tats. Cette hétérogénéité a d'ailleurs fait l'objet d'une étude particulière qui sera publiée ultérieurement.

### B. — *Généralités relatives à la présentation des résultats*

#### 1. *Calcul des durées de développement nymphal.*

Du fait de l'hétérogénéité inter-individuelle apparaissant au cours du développement, la date de mise en élevage d'un lot d'insectes (chenilles du 1er stade) s'impose comme origine pour le calcul des durées de développement. Ainsi, nous évaluons la durée du développement nymphal d'un groupe d'insectes en soustrayant, du temps moyen écoulé jusqu'à l'éclosion des adultes, le temps moyen passé au stade chenille avant que la prénymphose n'intervienne. Ce temps moyen, dans différentes conditions thermiques (15 °C, 18 °C, 20 °C, 25 °C, 27 °C) a été évalué respectivement à 45, 29, 22, 18, 19 jours. Dans certains cas, la durée de développement nymphal d'un lot d'insectes a été établie non pas en se basant sur la moyenne, mais en tenant compte du temps écoulé avant que la moitié des individus aient éclos.

#### 2. *Choix des critères de comparaison.*

Notre travail a surtout consisté à établir des comparaisons entre les développements nymphaux de lots d'insectes exposés aux stades chenille et chrysalide à différentes interactions (température, éclairement). Ces comparaisons ont porté en général sur la variabilité de durée de nymphose. Nous avons à cet effet adopté 2 critères permettant de caractériser au mieux cette variabilité :

a) *La proportion de chrysalides à développement lent.*

Entre 15 °C et 30 °C, lorsque leur développement est sans diapause, les chrysalides d'insectes mis en élevage à la même date donnent des adultes dont les éclosions s'étalent sur une durée qui n'excède pas 13 jours. Cet étalement maximal des éclosions a été vérifié, dans la gamme des conditions thermiques où leur élevage a été pratiqué, pour 26 espèces de noctuelles y compris *Mamestra suasa* Schiff. proche de l'espèce étudiée. Ce chiffre est d'ailleurs assez variable selon les espèces et souvent très inférieur à 13 jours, surtout si l'élevage a été réalisé dans de bonnes conditions générales. Certains lots de *M. oleracea*, dont la durée de nymphose et l'étalement des éclosions d'adultes indiquent que les chrysalides sont sans diapause, permettent de vérifier que le choix de ce nombre de jours est satisfaisant.

En conséquence si nous considérons une condition thermique donnée, la durée de développement total (larvaire + nymphal) à partir de laquelle les individus ont des chrysalides avec diapause est déterminée en ajoutant 13 jours à la durée du développement total des individus dont le développement est le plus bref. L'approximation que nous pourrons avoir de ce paramètre à chacune des conditions sera plus ou moins satisfaisante selon le nombre de données que nous possédons respectivement dans chacune d'entre elles. Ainsi, elle sera meilleure à 25 °C et 20 °C qu'aux autres températures. A 15 °C, 18 °C, 20 °C, 25 °C, 27 °C, la durée totale du développement est respectivement de 92, 73, 54, 44, 55 jours. En appliquant les règles de calcul citées en 1 nous déduisons que le développement nymphal sera considéré comme normal dans la

mesure où sa durée est inférieure ou égale aux valeurs suivantes : 47, 44, 32, 26, 36 jours.

b) *Les durées de développement nymphal.*

Ce critère doit mettre en évidence l'étalement plus ou moins important des éclosions et corrélativement la nymphose anormalement longue d'une partie des individus chez les populations d'insectes comprenant à la fois des insectes à développement rapide et des insectes à développement lent. Il est représenté soit par les durées extrêmes (minimum-maximum) auxquelles l'on ajoute parfois la durée qui s'écoule avant que 50 p. 100 de la population ait éclos, soit par la distribution des éclosions entre classes de durée de développement nymphal.

## II. — Observations à l'origine de ce travail

Deux résultats obtenus dans des conditions différentes sont à l'origine de l'étude que nous avons faite.

### A. — *Sous abri-insectarium*

Dans la 2e quinzaine de juin, nous avons récolté dans la nature des insectes se trouvant au dernier stade larvaire. Ils ont été immédiatement placés sous un abri-insectarium, dans des conditions proches des conditions naturelles, jusqu'à l'éclosion des adultes. La prénymphose puis la nymphose ont eu lieu fin juin début juillet ; elles furent relativement groupées pour l'ensemble des insectes. Par contre, les éclosions des chrysalides furent très étalées. Trois classes de durées de développement nymphal ont été établies : l'une correspond au laps de temps de 13 jours défini au paragraphe précédent (20-33) ; les 2 autres sont des décades (34-43), (44-53). La répartition des 87 éclosions obtenues, entre les 3 classes de durée que nous venons de définir, est la suivante : 31, 55, 14 p. 100. Au cours de cette observation, le développement nymphal a duré, pour certaines chrysalides jusqu'à 51 jours, alors qu'il a lieu pendant les mois de juillet-août au cours desquels les températures sont les plus élevées de l'année. Dans ce cas nous avons établi que, parmi la totalité des individus, 69 p. 100 ont eu des chrysalides à développement anormalement lent, dont 14 p. 100 avec une durée de développement nymphal de plus de 2 fois celle des premiers adultes éclos.

### B. — *A* 25 °C *et* 18 *heures d'éclairement*

Dans ces conditions, les caractéristiques du développement larvaire ont été obtenues à partir des données relevées sur 1 707 individus. En moyenne, la prénymphose a lieu au bout de 18 jours, mais elle peut s'étaler entre 15 et 24 jours avec 95 p. 100 des prénymphes formées entre le 16e et le 21e jour.

Par ailleurs, les données de plusieurs élevages totalisant 1 937 insectes, nous ont permis d'établir la courbe des éclosions d'adultes (fig. 1).

Nous remarquons que, contrairement à la prénymphose relativement groupée, l'éclosion des adultes est extrêmement étalée (sur 50 jours environ). La durée de développement nymphal varie entre 13 et 68 jours. Selon les critères précédemment définis,

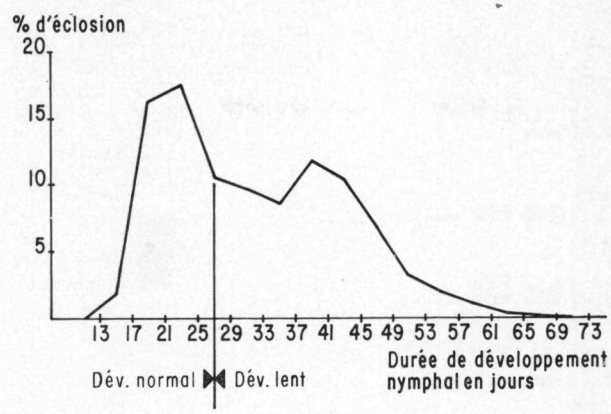



FIG. 1. — *Distribution* (p. 100) *des chrysalides de* M. oleracea *selon leur durée de développement à* 25 °C *avec* 18 h *de durée d'éclairement*

50 p. 100 de l'ensemble des individus doivent être considérés comme ayant des chrysalides à développement anormalement lent. Ainsi chez *M. oleracea*, dans les conditions naturelles estivales ou à 25 °C et 18 heures d'éclairement, une partie des insectes de la population de la basse vallée du Rhône se comportent comme s'ils présentaient un « arrêt de développement » au niveau des chrysalides.

## III. — Variabilité de la durée du développement nymphal en fonction de différentes interactions : température X durée d'éclairement

### A. — *Influence du facteur photopériode à* 25 °C *et* 20 °C

A 25 °C et 20 °C, les insectes ont été exposés à différents rythmes photopériodiques journaliers (LD 8 : 16 - 12 : 12 - 14 : 10 - 15 : 9 - 16 : 8 - 16,5 : 7,5 - 18 : 6 - 20 : 4). Les résultats respectivement obtenus aux 2 températures (fig. 2 et 3) ont été présentés en divisant la durée du développement nymphal en plusieurs classes, comme nous l'avons fait pour mentionner antérieurement certains résultats (1er § du chapitre précédent) : 1re classe de 13 jours comprenant les insectes à chrysalides de développement normal, les classes successives suivantes, toutes égales à une décade, où l'on trouve les individus dont les chrysalides ont un développement anormalement lent ou qui manifestent une diapause hivernale.

L'examen des 2 figures permet de faire un certain nombre d'observations.

1) Lorsque la durée d'éclairement est longue (15 heures à 20 heures), le développement nymphal d'un certain nombre d'individus se trouve être anormalement lent. Toutefois, il est d'une durée bien inférieure à celui de l'ensemble des chrysalides présentant une diapause hivernale après exposition des chenilles à une photopériode courte (8 heures ou 12 heures).

2) Sur l'ensemble des résultats obtenus à 20 °C et 25 °C, le nombre de chrysalides qui ont un développement lent, en dehors des limites photopériodiques d'induc-

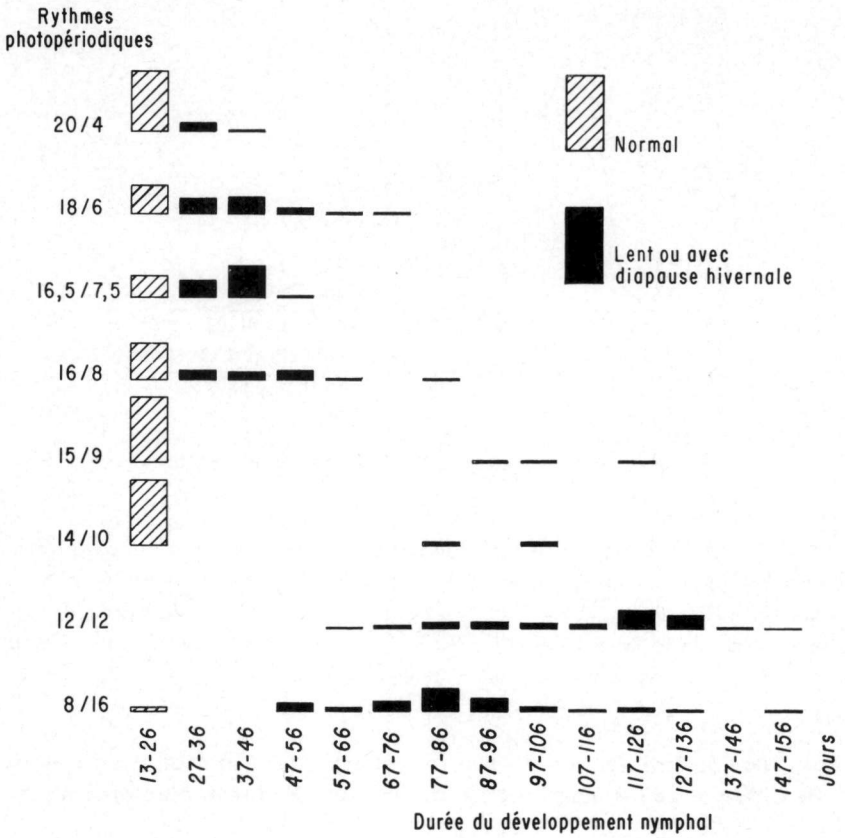



FIG. 2. — *Influence de la durée d'éclairement des chenilles sur la durée du développement nymphal de* M. oleracea *observée à* 25°.

tion de la diapause hivernale, est d'une importance appréciable pour les durées d'éclairement situées de 16 heures à 18 heures. Aux 2 températures, nous préciserons que, dans la limite des observations qui ont été faites, la photophase qui semble la plus favorable à un développement nymphal lent est 16 h 30. A 20 °C pour 14 heures d'éclairement, il est observé des chrysalides de développement relativement lent et aussi des chrysalides en diapause hivernale, mais peu d'individus sont concernés par l'un ou l'autre.

3) Si l'on compare l'ensemble des données obtenues, il apparaît que la durée du développement nymphal lent étudié est plus courte à 20 °C qu'à 25 °C ; l'observation contraire est faite si l'examen porte sur la durée de la diapause nymphale hivernale. Le facteur thermique semble donc influencer d'une façon inverse les 2 phénomènes.

*Remarques.*

Un certain nombre de résultats obtenus à 20 °C et 25 °C sous des rythmes photopériodiques journaliers de LD 0 : 24 - 6 : 18 - 24 : 0 ne sont pas portés sur les figures 2 et 3. Le développement anormalement lent est présent dans une partie des populations

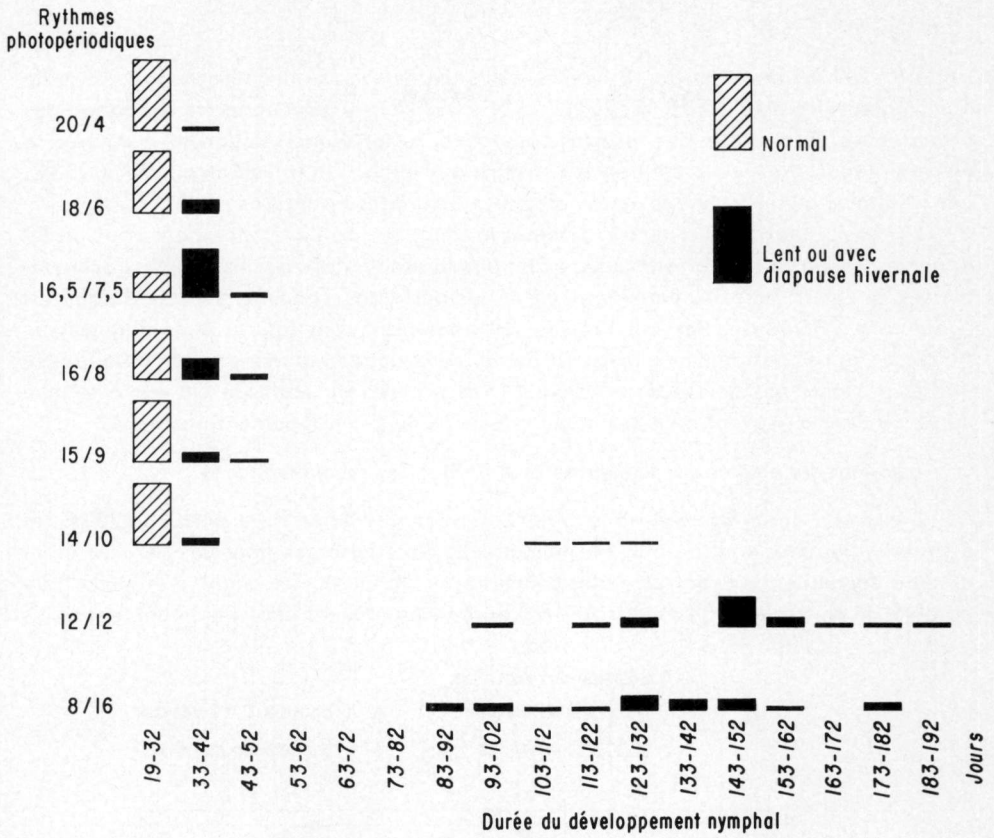



FIG. 3. — *Influence de la durée d'éclairement des chenilles sur la durée du développement nymphal de* M. oleracea *observée à* 20°.

exposées à 24 : 0, mais il apparaît être moins long qu'à 16 : 8 et 16,5 : 7,5. A 6 : 18 et 0 : 24, la diminution de la proportion de chrysalides en diapause hivernale et le raccourcissement de cette dernière par rapport à ce qui est observé à 8 : 16 et 12 : 12 est une constatation d'ordre assez général chez les insectes considérés de type « jour long » (Danilevskii, 1961 ; Beck, 1968).

En ce qui concerne le développement lent des chrysalides observé en dehors des conditions inductrices de diapause hivernale, nous sommes amenés à la conclusion suivante : sous des durées d'éclairement de type estival, la durée du développement nymphal et la proportion des chrysalides au développement lent dépendent de la longueur de la durée d'éclairement. Les rythmes de 16 : 8 à 18 : 6 sont très inducteurs d'arrêt de développement par rapport à 15 : 9 et 14 : 10.

B. — *Influence du facteur température sous un rythme photopériodique* (18 : 6)

Bien que 16 h 30 soit la durée d'éclairement apparemment la plus favorable à la manifestation d'un développement nymphal lent, les expériences qui vont suivre ont été réalisées avec 18 heures uniquement pour des raisons d'ordre matériel.

1. — *Première expérience.*

Sous cet éclairement de 18 heures, nous avons exposé des insectes au cours de leur vie larvaire à 15 °C, 18 °C, 20 °C, 25 °C et 27 °C. Au moment de la formation des prénymphes, une moitié des insectes composant le lot d'une température donnée, a été maintenue dans sa condition thermique d'origine, l'autre étant placée à 25 °C. Les résultats obtenus sont exprimés respectivement dans les figures 4 et 5.

Sur ces 2 figures, le critère exprimant la longueur du développement pour un lot donné est la durée qui doit s'écouler avant que la moitié des insectes se soient prénymphosés ou aient éclos. L'étalement des éclosions dans chacune des conditions est également schématisé. Par ailleurs (fig. 4), nous indiquons les résultats obtenus sur *M. suasa* ; nous considérons que les durées du développement nymphal de cette espèce qui ne présente pas de diapause estivale (très proches du point de vue systématique de *M. oleracea*), peuvent nous servir de référence de développement normal.

*Eclosions des adultes aux températures d'élevage des chenilles* (fig. 4).

L'examen de la figure 4 nous montre de façon évidente qu'à partir de 20 °C les éclosions d'adultes sont de plus en plus étalées dans le temps pour *M. oleracea* alors qu'elles deviennent au contraire plus courtes pour *M. suasa*. Cela signifie qu'un certain nombre de chrysalides de *M. oleracea* ont un développement anormalement lent.

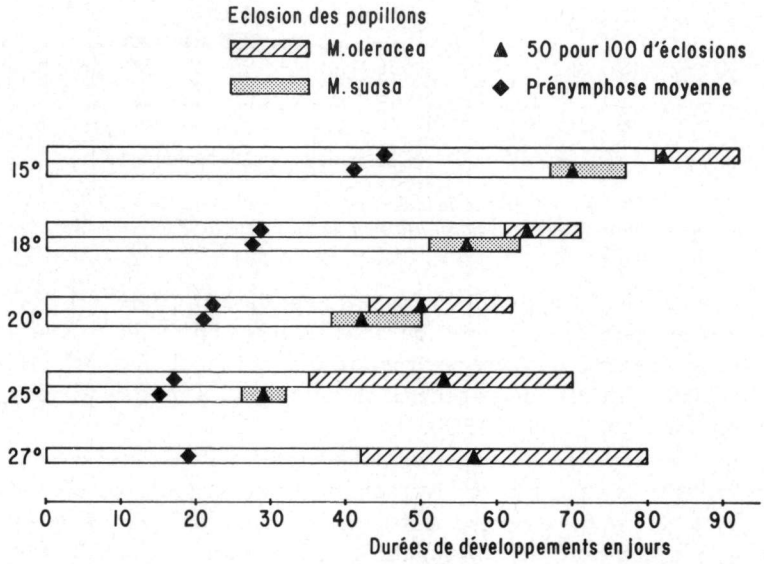



FIG. 4. — *Variation de la durée du développement des chenilles et des chrysalides en fonction de la température, pour une durée d'éclairement de* 18 h, *chez* M. oleracea (*diapause estivale*) et M. suasa (*sans diapause*).

Les résultats à 27° ne semblent pas s'insérer dans l'évolution du phénomène constaté pour les températures moins élevées. Cette température doit déjà représenter, pour l'évolution de l'insecte, une condition anormale.

En appliquant la méthode précédemment décrite, permettant de distinguer les insectes qui ont un allongement anormal de leur développement nymphal, nous constatons qu'aucun individu ne peut être considéré comme ayant un développement nymphal lent à 15 °C et 18 °C. Par contre à 20 °C, 25 °C et 27 °C, respectivement 30 p. 100, 78 p. 100 et 78 p. 100 des chrysalides présentent un tel type de développement.

*Eclosions des adultes à* 25 °C (fig. 5).

L'examen de la figure 5 nous montre qu'à 25 °C, les éclosions d'adultes apparaissent d'autant plus étalées et la durée du développement nymphal d'autant plus longue que la température d'élevage des chenilles est élevée (1). L'étalement des éclosions du lot dont les chenilles ont été exposées à 27 °C fait exception à la 1re partie de cette règle. Une explication possible serait que, contrairement à ce qui se produit quand les insectes proviennent des autres conditions thermiques, ceux originaires de 27 °C subissent un abaissement de température lorsqu'on les place à 25 °C.

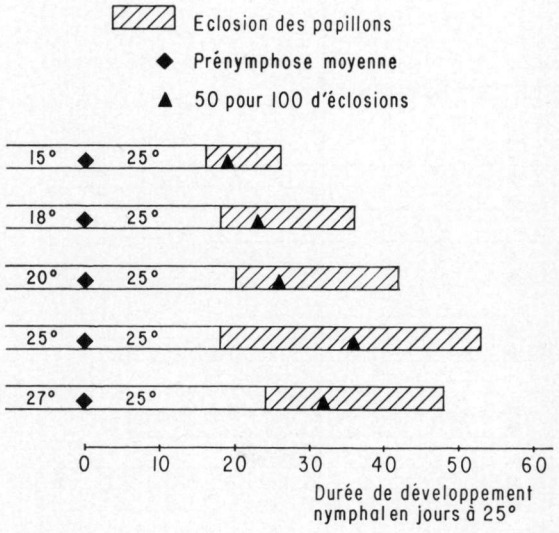



FIG. 5. — *Influence, sous* 18 h *d'éclairement, de la température d'élevage des chenilles de* M. oleracea *sur la durée du développement des chrysalides placées à* 25 °C.

En relation avec l'observation précédente, nous constatons qu'à l'ordre croissant des températures d'élevage des chenilles (15 °C à 27 °C) correspond, à 25 °C, un ordre croissant des pourcentages de chrysalides à développement lent : 0, 13, 41, 78, 79.

Les figures 4 et 5 nous permettent, en les comparant, de préciser si le passage des lots à 25 °C à partir de la prénymphose n'a pas tendance à modifier l'expression du phénomène que nous observons lorsque les insectes sont laissés à la même tempé-

(1) Les éclosions des adultes de *M. oleracea* mentionnées figure 4 sont à nouveau représentées figure 6, à la même échelle que celles de la figure 5. Il est donc possible par simple report d'effectuer une comparaison entre résultats en conditions constantes et ceux représentés figure 5.

rature pendant tout leur développement. Ainsi, nous constatons que pour des élevages réalisés à 18 °C et 20 °C, ce passage se traduit par une légère intensification du phénomène étudié (accroissement de l'étalement des éclosions).

Ces résultats nous indiquent donc que les lots d'insectes placés à 25 °C ont un développement nymphal d'autant plus lent, donc une proportion de chrysalides à développement de type long d'autant plus importante, que les chenilles ont été exposées à une température plus élevée. Mais, l'exposition des chrysalides à une température élevée peut suffire pour qu'un certain nombre d'individus accusent un ralentissement de leur développement nymphal.

2. *Deuxième expérience.*

Toujours sous un éclairement de 18 heures, les chenilles des insectes utilisés ont été toutes élevées à 25 °C. C'est au moment de la prénymphose que les lots ont été constitués afin d'être placés chacun à des températures différentes (même échelle thermique que la première expérience).

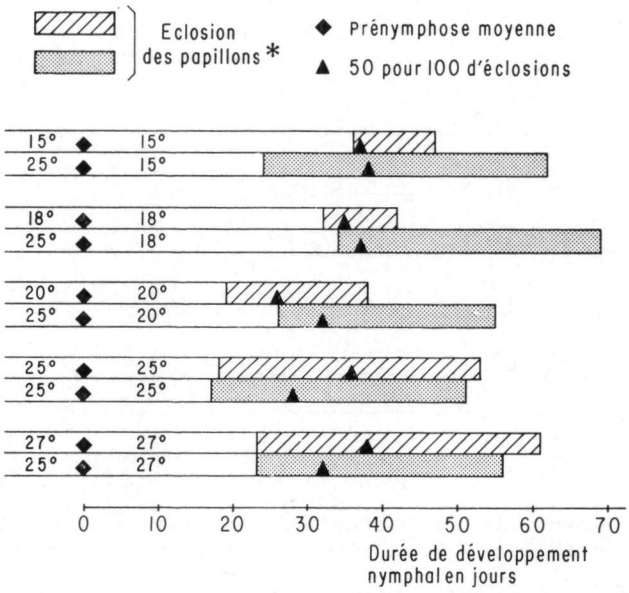



FIG. 6. — *Influence du facteur thermique sur la durée du développement nymphal de* M. oleracea *lorsque le développement larvaire a eu lieu à* 25 °C *sous* 18 h *d'éclairement.*

* Comparaison de l'étalement des éclosions de papillons dans 2 conditions expérimentales (trames différentes). Chenilles et nymphes exposées continuellement à une même température ; chenilles à 25 °C, nymphes placées à différentes températures.

Les résultats sont présentés figure 6 en utilisant le mode de présentation déjà utilisé figures 4 et 5. Les résultats concernant les éclosions d'adultes de *M. oleracea* et notés figure 4 sont à nouveau indiqués ; dans notre analyse, nous les prenons comme terme de comparaison.

La souche d'insectes utilisée au cours de cette 2e expérience a montré des potentialités de développement différentes de celles de la souche utilisée lors de la 1re expérience ; notamment l'examen du résultat obtenu à 25 °C indique que son développement nymphal dans cette condition est un peu plus rapide. Cette constatation rend plus délicates les conclusions que nous obtiendrons en établissant une telle comparaison.

Nous observons que la durée d'étalement des éclosions ne semble pas être modifiée par la température d'élevage des chrysalides. Elle apparaît, quelle que soit la température, toujours sensiblement égale à celle observée pour le lot séjournant à 25 °C. Elle est bien supérieure à celle des insectes dont le développement complet a eu lieu à une température donnée au-dessous de 25 °C.

Bien que la souche utilisée au cours de la 2e expérience ait tendance à se développer plus rapidement que celle employée dans la 1re, après élevage des chenilles à 25 °C, la durée du développement nymphal à 20 °C, 18 °C et 15 °C se trouve être en moyenne plus longue qu'elle ne l'est lorsque les insectes sont soumis pendant tout leur développement à ces conditions. Notons qu'au cours de la 2e expérience le lot de chrysalides exposées à 15 °C a eu un développement nymphal en moyenne aussi rapide qu'à 18 °C et la date des premières et des dernières éclosions se trouve très avancée dans le premier cas par rapport au second. Une température relativement basse semble donc pouvoir agir, en la limitant quelque peu, sur l'extériorisation du phénomène induit (diminution des durées du développement des chrysalides, mais pas de durée d'étalement des éclosions).

Les résultats de cette seconde expérience confirment une partie de ceux obtenus dans la première. Il montrent que le facteur thermique intervient dans l'induction d'un développement lent chez les chrysalides, essentiellement durant le stade larvaire. Au stade nymphal, la température interviendrait uniquement sur le plan de l'extériorisation du phénomène et non plus sur celui de son induction.

## IV. — Conclusions

Si, à des températures suffisamment élevées, nous plaçons des chenilles de *M. oleracea* appartenant à la population de basse vallée du Rhône sous des éclairements de durées situées au-dessus du seuil d'induction de la diapause hivernale (seuil situé entre 15 et 16 heures à 25 °C), nous observons un développement anormalement lent chez un certain nombre de chrysalides. Ce phénomène est remarqué aussi bien dans les conditions naturelles qu'au laboratoire.

La durée du développement pour les chrysalides en diapause hivernale, induite sous 12 heures d'éclairement, est comprise entre 82 et 131 jours à 20 °C et entre 47 et 156 jours à 25 °C. A ces 2 mêmes températures les limites de durée du développement nymphal sans diapause sont respectivement de 19 à 32 jours et de 13 à 26 jours. La durée du développement nymphal sous photophases longues considéré comme relativement lent varie entre 33 et 61 jours à 20 °C et entre 27 et 76 jours à 25 °C. La proportion de chrysalides présentant ce dernier type de développement et la longueur de celui-ci, sont variables. Ils dépendent de la durée d'éclairement et de la température.

Ce phénomène est surtout appréciable entre 20 °C et 27 °C pour des photophases comprises entre 15 h 30 et 18 heures. Il est faiblement observé en dehors de ces limites. Les durées d'éclairement qui se sont montrées être les plus favorables à son induction

sont 16 heures et 16 h 30 et, aux températures de 25 °C et 27 °C, il est apparu nettement plus intense qu'à 20 °C.

Lorsque les insectes subissent au stade larvaire des températures inférieures à 20 °C, sous des éclairements favorables à la manifestation du phénomène étudié, aucune de leurs chrysalides, quelle que soit la température où elles sont exposées, ne présente un développement lent. Le facteur thermique comme la durée d'éclairement intervient donc au stade larvaire où a lieu l'induction du phénomène, mais il peut intervenir aussi au moment de l'extériorisation. D'une part la manifestation d'un développement lent chez les chrysalides est de degré d'autant plus important que la température d'exposition des chenilles est élevée, d'autre part ce développement est d'autant plus long que les chrysalides sont exposées à des températures plus élevées. L'inverse de cette règle est également vérifié par les différents résultats obtenus.

Ce développement nymphal lent ne peut pas être confondu avec une diapause de type hivernal qui est, à température égale, caractérisée par ses propres conditions d'induction (photophases courtes) et par une durée plus longue. Il sera vraisemblablement possible de mettre par ailleurs en évidence d'autres différences entre les deux phénomènes. En ce qui concerne notamment le mode d'influence des facteurs intervenant dans l'élimination respective de l'un et de l'autre et permettant de ce fait la reprise d'un développement normal. Il faut en outre signaler que l'action de la température se traduit de façon opposée sur le développement nymphal lent en comparaison avec le développement nymphal normal ou de diapause hivernale.

Chez les insectes, les arrêts de développement se manifestant à divers stades durant l'été ont été moins couramment signalés que ceux apparaissant durant la période hivernale. L'existence de phénomènes de ce type a toutefois été mise en évidence au stade adulte de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* : *Agrotis infusa* Boisd. (Common, 1954), *Chorizagrotis auxiliaris* G. (Pruess, 1968), et plusieurs espèces du genre *Noctua* (Cayrol, 1972 ; Novak et Spitzer, 1975). Un cas d'arrêt de développement observé également durant l'été est celui manifesté par les pupes de 2 diptères. Un de la famille des *Muscidae*, *Chortophila brassicae* B. (Missonnier, 1963) et l'autre de la famille des *Psilidae*, *Psila rosae* Fab. (Brunel, 1968). Le 1er des 2 auteurs cités remarque par ailleurs que plusieurs insectes inféodés aux crucifères présentent un arrêt de développement estival et conclut que ce caractère semble s'intégrer à l'adaptation à cette famille végétale. Pour ces 2 insectes le phénomène a été considéré être une quiescence. Dans le cas de *M. oleracea*, contrairement à ce qui est observé chez les 2 Diptères, les stades d'induction et de manifestation du phénomène sont différents (respectivement chenilles et nymphes), les facteurs intervenant dans l'induction et l'élimination ne sont pas entièrement identiques (interaction durée d'éclairement × température d'une part et température d'autre part) et il n'y a pas de blocage du développement à un stade déterminé tant que les conditions demeurent inchangées (le développement nymphal long peut s'effectuer à des températures élevées, 25 °C ou 27 °C). Des observations, analogues en beaucoup de points à celles faites sur *M. oleracea*, ont été effectuées par Masaki (1956) puis Masaki et Sakai (1965), tout particulièrement sur des populations de *M. brassicae* provenant de régions situées au sud du Japon. Comme l'ont fait ces auteurs, nous assimilerons ce phénomène à une diapause estivale.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Summary

*The development of* Mamestra oleracea (Noctuidae, Hadeninae) : *Characteristics depending from larval rearing conditions (temperature, lighting time). Evidence of a Summer type diapause in the Rhone's low valley population.*

A portion of individuals composing the *M. oleracea* population in the Rhône's low valley shows a lengthening of the nymphal stage development when the development of their larvae is effected in natural summer conditions or in certain experimental conditions.

The examination of the results obtained through the action of different combinations of temperature and photoperiod on different stages of development confirms the possibility of a summmer diapause in the nymphae. This diapause appears exclusively when the larvae are exposed to long photophases (15 hours 30 to 18 hours) and to relatively high temperatures (20° to 27 °C). The duration of the diapause depends also from the temperature at which the nymphae have been submitted : this duration varies between 33 and 61 days at 20 °C and between 27 and 76 days at 25 °C. The nymphal development without diapause takes 19 to 32 days at 20 °C and 13 to 26 days at 25 °C.


## Références bibliographiques


BECK S. D., 1968. Insect photoperiodism, pp. 139-142, *Academic Press*, New York and London.

BRUNEL E., 1968. Etude du développement nymphal de *Psila rosae* Fab. (Diptères, Psilidés) en conditions naturelles et expérimentales : quiescence et diapause. *C. R. Séances Soc. Biol.*, **162**, 2223.

CAYROL R., 1972. Famille des *Noctuidae*. In : BALACHOWSKY A. S., *Traité d'entomologie appliquée à l'Agriculture*, t. 2, vol. 2, 1337-1340, Masson, Paris.

COMMON J. F. B., 1954. A study of the ecology of the adult Bogon Moth, *Agrotis infusa* Boisd. (*Lepidoptera, Noctuidae*), with special reference to its behaviour during migration and aestivation. *Aust. J. Zool.*, **2,** 223-263.

DANILEVSKII A. S., 1961. *Photoperiodism and seasonal development of insects* (en russe). Traduction anglaise 1965, 47-50, Oliver and Boyd, Edinburg and London.

LLOYD L. L., 1920. The habits of the glasshouse Tomato moth, *Hadena* (Polia) *oleracea*, and its control *Ann. app. Biol.*, **7,** 66-102.

MASAKI S., 1956. The local variation in the diapause pattern of the cabbage moth, *Barathra brassicae* L. with particular reference to the aestival diapause (*Lepidoptera, Noctuidae*). *Bull. Fac. Agric. Mie Univ.*, **13,** 29-46.

MASAKI S., SAKAI T., 1965. Summer diapause in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* L. (*Lepidoptera, Noctuidae*). *Jap. J. appl. Entomol. Zool.*, **9,** 191-205.

MISSONNIER J., 1963. Etude écologique du développement nymphal de deux diptères muscides phytophages : *Pegomyia betae* Curtis et *Chortophila brassicae* Bouche, pp. 15-19. *Ann. Epiphyties* (n° hors série), **14,** 186 p.

NOVAK J., SPITZER K., 1975. Adult dormancy in some species of the genus *Noctua* (*Lepidoptera, Noctuidae*) in central Europe. *Acta entomol. bohemoslov.*, **72,** 215-221.

POITOUT S., BUES R., 1970. Elevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **1,** 245-264.

POITOUT S., BUES R., 1973. Mise en évidence d'une diapause nymphale de type « estival » dans des populations européennes de deux Lépidoptères *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.). Facteurs d'induction et aperçu sur la variabilité inter-populations de ce caractère. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, Série D, **276,** 3367-3370.

POITOUT S., BUES R., 1974. Elevage de chenilles de 28 espèces de Lépidoptères *Noctuidae* et de 2 espèces d'*Arctiidae* sur milieu artificiel simple. Particularités de l'élevage selon les espèces. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6,** 431-441.

PRUESS K. P., 1968. Migration of the Army Cutworm, *Chorizagrotis auxiliaris* G. (*Lepidoptera, Noctuidae*). I. Evidence for a migration. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **60,** 910-920.

SPULER A., 1908. Die Schmetterlinge Europas. Vol. I, p. 170. E. Schweizer-Bartshe Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

WAY M. J., HOPKINS B. A., 1950. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diataraxia oleracea* L. (*Lepidoptera*). *J. Exp. Biol.*, **27,** 365-376.

ZORIN P. V., ZORINA L. M., 1929. Contributions à la biologie de la *Polia oleracea* L. (en russe). *Zashch. Rast. vredit.*, **5,** 475-486.

*Ann. Zool. — Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 225-234.

# Études comparées des diapauses nymphales estivales existant dans les populations de basse vallée du Rhône de deux *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra brassicae* L., *Mamestra oleracea* L.).

S. POITOUT et R. BUES

*Station de Zoologie, I.N.R.A.,*
*Centre de Recherches d'Avignon,*
84140 *Montfavet (France)*

## Résumé

Les études effectuées sur la population de basse vallée du Rhône de *M. brassicae* montrent qu'une diapause estivale peut se manifester chez les chrysalides si les chenilles sont placées, quelle que soit la température, sous de longues durées d'éclairement (15 h et plus).

Les résultats obtenus par exposition des insectes à plusieurs combinaisons de température et photopériode à différents stades de leur développement démontrent l'existence de cette diapause. En outre ils précisent l'influence des facteurs longueur du jour et thermique sur ce phénomène. A 25 °C, la fraction des chrysalides en diapause s'accroît en fonction de l'allongement de la durée d'éclairement (notamment de 15 à 16 h). La diapause estivale se manifeste d'autant plus intensément (durée) que la température d'élevage des chenilles est plus élevée. Le facteur thermique intervenant aussi, et dans le même sens, lorsqu'il agit sur la chrysalide elle-même.

A 20 °C et 25 °C, les chrysalides en diapause ont une durée de développement variant respectivement de 33 à 60 jours et de 26 à 80 jours. Toutes les conditions étant égales, ce caractère est plus intense et sa présence plus généralisée chez *M. brassicae* que chez *M. oleracea*. Chez les 2 espèces, les facteurs d'induction (longues durées d'éclairement, températures élevées) sont très spécifiques de cette diapause qui, de ce fait, ne peut être confondue avec la diapause hivernale (induite sous photophase courte) laquelle, par ailleurs, est de plus longue durée.

Une étude assez systématique du développement nymphal de *M. oleracea*, en fonction de la température et de la durée d'éclairement auxquelles les chenilles sont exposées, nous a permis de déceler la présence d'une diapause estivale dans la population de basse vallée du Rhône de cette espèce (Poitout et Bues, 1977). Les données bibliographiques concernant l'ensemble de ce sujet étaient peu nombreuses. Par contre, le développement nymphal de *M. brassicae* a fait l'objet de travaux plus abondants, en particulier au Japon et dans différents pays d'Europe. La majorité de ceux-ci ont trait à la diapause hivernale (Way, Smith et Hopkins, 1951 ; Uchida et Masaki, 1954 ; Otuka et Santa, 1956 ; Bonnemaison, 1959) induite chez les chrysalides lorsque les larves sont exposées à de courtes durées d'éclairement (par exemple 8 heures et 12 heures), mais quelques-uns (Masaki, 1956 ; Masaki et Sakai, 1965 ; Poitout et Bues,

1973) ont trait à un état de diapause de type estival induit par une longue durée d'éclairement associée à une température élevée (en l'occurence 16 heures à 26 °C) Masaki avait suggéré la présence de ce caractère dans certaines populations de la partie méridionale de l'Europe. Les observations faites par Melis (1936) en Italie font renouveler à Cayrol (1972) cette hypothèse ; en juillet-août Melis constate que la durée du développement des chrysalides peut s'étaler de 10 jours à 2 mois. Dans la région d'Est Georgie (latitude 42° N, altitude 400 mètres) Danilevskii (1961) indique, en se référant aux travaux de Dolidze (1957*a*, *b*, *c*), que les 25 à 30 p. 100 de chrysalides de 1re génération, dont l'éclosion est différée à l'automne en même temps que celle des insectes de 3e génération, sont en état de diapause estivale. Dans une population française Bonnemaison (1959) constate une grande variabilité des durées de développement des chrysalides lorsque les élevages ont lieu à 20 °C et 25 °C sous un éclairement long (16 heures). Elle se trouve comprise entre 15 et 70 jours et en moyenne la nymphose est plus courte à 20 °C qu'à 25 °C où les chrysalides ont, pour la plupart, un développement supérieur à 40 jours.

Nous-mêmes avons remarqué que, dans la basse vallée du Rhône, la durée de 3 mois et demi séparant les 2 générations d'adultes de *M. brassicae* (observations faites par piégeage lumineux) est anormalement longue.

Dans les conditions naturelles comme au laboratoire, nous avons par ailleurs pu observer l'extrême variabilité de la durée du développement nymphal de cette espèce. Ces observations nous ont conduits à entreprendre pour *M. brassicae* (population de basse vallée du Rhône) un travail identique à celui précédemment réalisé sur *M. oleracea*.

## I. — Méthodes de travail

Les méthodes employées sont dans l'ensemble semblables à celles utilisées pour *M. oleracea* (Poitout et Bues, 1977). Aux différentes températures (15 °C, 18 °C, 20 °C, 25 °C) la durée moyenne du développement larvaire est respectivement de 41, 27, 22, 17 jours.

Nous remarquerons que, comparativement à celui de *M. oleracea* (45, 29, 22, 18 jours), le développement larvaire de *M. brassicae* se montre un peu plus rapide à 15 °C, 18 °C et 25 °C. La durée limite du développement des chrysalides à partir de laquelle l'on peut considérer qu'il y a manifestation d'une diapause estivale est plus délicate à fixer que pour *M. oleracea*. Cette difficulté vient du fait que dans certaines conditions thermiques (notamment 20 °C et 25 °C) et sous photopériode longue, la plupart des insectes présentent un état de diapause. A partir de l'ensemble des données que nous avons obtenues, la durée du développement total (larvaire + nymphal) exprimée en jours, au-dessus de laquelle nous considèrerons que les chrysalides ont une diapause, a été fixée pour les 4 températures respectivement à 101, 74, 54, 43 jours. Nous en déduisons que le développement des chrysalides sera considéré comme normal si sa durée ne dépasse pas 60 jours à 15 °C, 47 jours à 18 °C, 32 jours à 20 °C, 26 jours à 25 °C. Les valeurs limites ainsi définies sont voisines de celles obtenues pour *M. oleracea* sauf à 15 °C où, pour *M. brassicae*, la durée observée se montre nettement supérieure.

## II. — Résultats

### 1. — *Observations effectuées dans les conditions naturelles*

La durée du développement nymphal des insectes qui se sont nymphosés dans les conditions naturelles (abri-insectarium) au cours de la seconde quinzaine de juin, a été notée pendant 3 années. Les chenilles provenaient soit de ramassage dans les cultures de chou, soit d'élevages effectués sous abri-insectarium dès leur naissance. Quelle que soit leur provenance, les insectes ont été nourris avec un aliment artificiel à partir du moment de leur installation sous abri-insectarium. Nous avons contrôlé au total 512 individus dont nous montrons la répartition en fonction de la durée du développement des chrysalides (fig. 1). Le regroupement des différents résultats est possible du fait de l'assez grande analogie existant entre eux. Il apparaît ainsi que les insectes composant la seconde génération de *M. brassicae* dans la nature ont un stade nymphal de durée extrêmement variable (entre 18 jours et 83 jours). Nous considérons que 53 p. 100 des insectes ont des chrysalides à développement anormalement lent et, en conséquence, sont à ce stade en état de diapause.

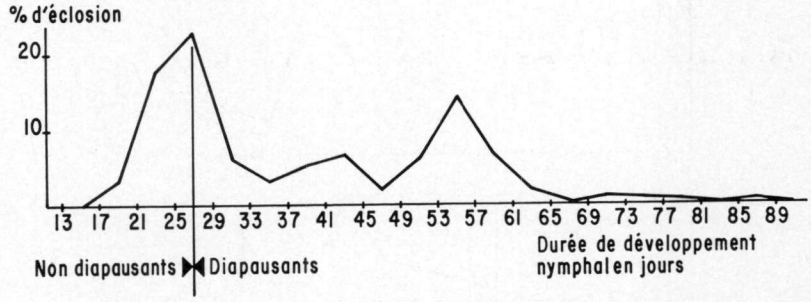



FIG. 1. — *Distribution* (p. 100) *selon leur durée de développement, des chrysalides de* M. brassicae *issues d'insectes représentatifs de la 2e génération de basse vallée du Rhône.*

### 2. — *Observations effectuées à* 25 °C *et* 18 *heures d'éclairement*

Dans ces conditions (fig. 2), une observation portant sur 507 individus montre que le développement nymphal est compris entre 33 et 80 jours. Aucun des individus n'a un développement nymphal de durée normale ; pour la plupart, celle-ci se situe entre 40 et 60 jours.

### 3. — *Observations effectuées à* 25 °C *et différentes durées d'éclairement* (15 heures, 15 h 30, 16 heures, 18 heures)

Nous avons exposé des insectes ayant une même origine (même souche de laboratoire) aux différentes photophases indiquées. De l'examen des résultats obtenus (fig. 3), il ressort que, conjointement à l'ordre croissant des durées d'éclairement, s'observe un accroissement de la partie de la population présentant une diapause estivale au stade nymphal : 7 p. 100 à 15 heures, 59 p. 100 à 15 h 30, 88 p. 100 à

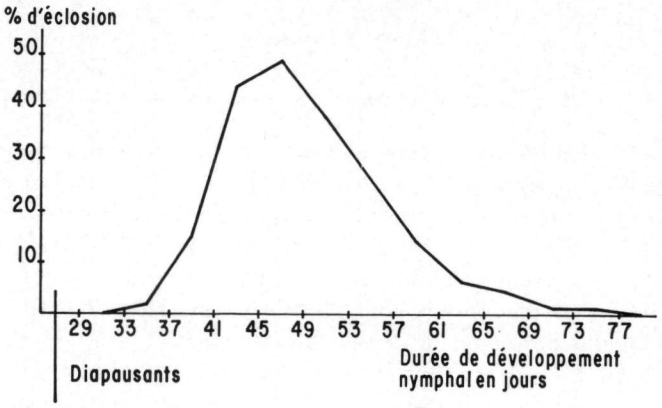



FIG. 2. — *Distribution* (p. 100) *des chrysalides de* M. brassicae *selon leur durée de développement à* 25 °C *et* 18 h *de durée d'éclairement.*

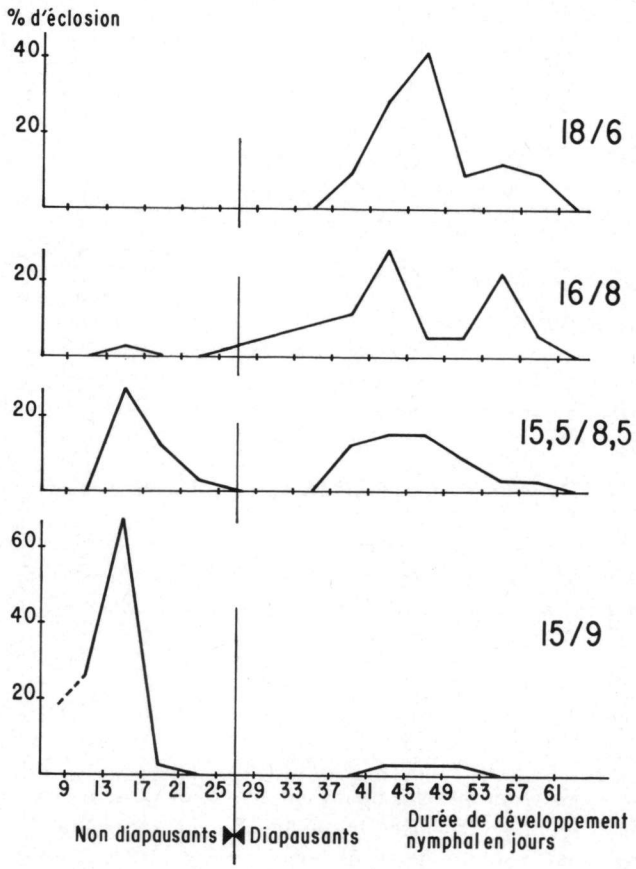



FIG. 3. — *A* 25 °C, *influence de la durée d'éclairement à laquelle sont exposées les chenilles de* M. brassicae, *sur la durée du développement des chrysalides.*

16 heures, 100 p. 100 à 18 heures. Corrélativement, nous constatons qu'en moyenne le développement nymphal a tendance à s'allonger au fur et à mesure que s'accroît la photophase, aussi bien pour les chrysalides considérées présenter un état de diapause que pour celles n'en présentant pas.

L'examen d'ensemble de la figure 3 nous permet aussi d'observer, pour une population donnée, d'une part l'existence d'une distinction nette en se référant à leur durée de développement, entre chrysalides avec et sans diapause estivale, d'autre part la présence d'une variabilité individuelle importante au niveau du seuil photopériodique d'induction de cette diapause. Les deux sont constatés plus particulièrement lorsque les insectes sont exposés à 15 h 30 de durée d'éclairement, condition où les insectes sont répartis selon un schéma nettement bimodal. Ces observations laissent augurer que le phénomène étudié a des bases génétiques. Cet aspect sera abordé ultérieurement.

Lorsque nous exposons les chenilles à des photophases de durées inférieures à 15 heures, une diapause de type hivernal est induite chez une fraction ou la totalité des chrysalides dont le développement peut être alors, à 25 °C, de durée supérieure à 145 jours.

4. — *Observations effectuées à différentes températures et* 18 *heures de durée d'éclairement*

A ce sujet, nous avons effectué sur *M. brassicae* les expériences identiques à celles déjà réalisées sur *M. oleracea* (Poitout et Bues, 1977) en utilisant en partie ou en totalité les mêmes conditions.

a) *Première expérience.*

Pendant tout leur développement, des chenilles ont été placées à 15 °C, 18 °C, 20 °C ou 25 °C. Au stade prénymphal, les lots d'insectes composés des individus se trouvant à une température donnée, sont divisés en 2 parties. L'une reste dans la condition thermique à laquelle le stade larvaire a été exposé, l'autre est transférée à 25 °C. Les observations effectuées sur la durée du développement nymphal des insectes, soit laissés aux températures respectives, soit placés à 25 °C à la fin du développement larvaire, sont indiquées figures 4 et 5, lesquelles ont été établies de la même façon que celles concernant l'expérience homologue réalisée sur *M. oleracea*.

Figure 4 nous prenons pour *M. brassicae*, comme nous l'avons fait pour *M. oleracea*, le développement de *Mamestra suasa* Schiff. comme référence de développement de type rapide pour les insectes laissés constamment dans les mêmes conditions. Pour *M. brassicae* le rapport durée du développement nymphal/durée du développement larvaire (durées qui s'écoulent avant que 50 p. 100 de la population ait dépassé le stade considéré) a des valeurs différentes selon la température : 2,8 à 25 °C, 1,9 à 20 °C, 1,4 à 18 °C, 1,2 à 15 °C.

Nous constatons qu'à l'abaissement de la température d'élevage correspond une diminution du rapport ainsi établi. Celui-ci se montre, à 25 °C, plus élevé pour *M. brassicae* (1) que pour *M. oleracea* (voisin de 2) ; il est encore légèrement supérieur à 1 à 15 °C. Nous signalerons à titre de comparaison que pour *M. oleracea*, le développement

(1) La durée du développement d'une chrysalide obtenue à 30 °C a été de 87 jours.

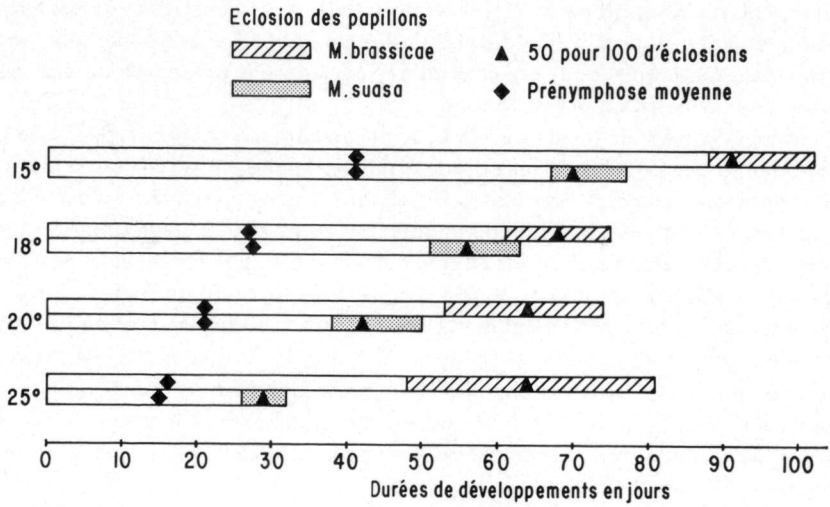



FIG. 4. — *Influence du facteur thermique, sous une durée d'éclairement de* 18 h, *sur la durée du développement des chenilles et des chrysalides de* M. brassicae *et* M. suasa.

des chrysalides n'a semblé s'opérer sans diapause que lorsque ce rapport s'est montré égal ou inférieur à 1.

En relation avec l'observation précédente, la figure 4 nous permet aussi de constater que l'étalement des éclosions d'adultes est d'une durée moins longue à 15 °C et 18 °C qu'à 20 °C et 25 °C. Toutefois cette différence s'était montrée plus importante chez *M. oleracea* qu'elle ne l'est chez *M. brassicae*. Tous les individus de *M. brassicae* (premiers et derniers éclos) présentent à 20 °C et 25 °C un développement lent au stade chrysalide. Si seul le stade larvaire est exposé aux différentes températures (15 °C, 18 °C, 20 °C, 25 °C), la nymphose ayant lieu à 25 °C, nous remarquons (fig. 5)

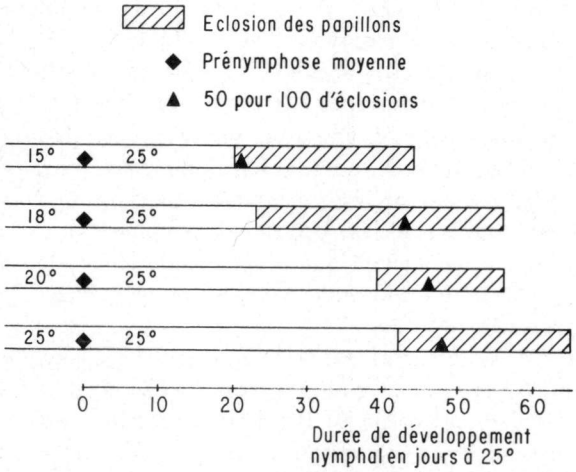



FIG. 5. — *Influence, sous* 18 h *d'éclairement, de la température d'élevage des chenilles de* M. brassicae *sur la durée du développement des chrysalides placées à* 25 °C.

qu'une partie des individus (les premiers éclos) ont des chrysalides à développement extrêmement rapide à cette température lorsque, durant leur stade larvaire, les insectes sont placés à 15 °C ou à 18 °C (le développement se montrant plus rapide pour 15 °C que pour 18 °C). Nous avons établi qu'à 25 °C (fig. 5) le pourcentage de chrysalides ayant une diapause est, en fonction de la température d'élevage des chenilles, le suivant : à 15 °C 21 p. 100, à 18 °C 92 p. 100, à 20 °C 100 p. 100, à 25 °C 100 p. 100.

b) *Deuxième expérience.*

Le dispositif expérimental est, dans ce cas, inverse de celui de la 1re expérience. Les chenilles sont élevées à 25 °C et ce n'est qu'au moment de la prénymphose que des lots d'insectes sont constitués pour être placés aux différentes températures (mêmes conditions que précédemment plus 27 °C).

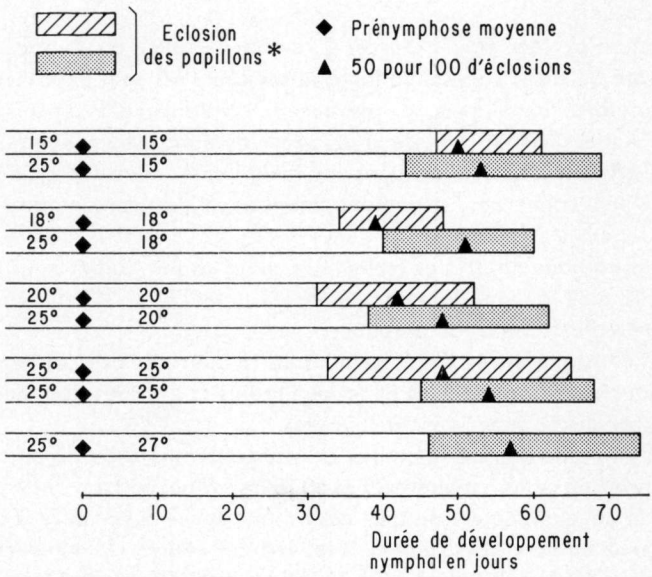



FIG. 6. — *Influence du facteur thermique sur la durée du développement nymphal de* M. brassicae *lorsque le développement larvaire a eu lieu à* 25 °C *sous* 18 h *d'éclairement.*

* Etalement des éclosions de papillons dans chacune des deux conditions expérimentales comparées : températures identiques pour le stade larvaire et le stade nymphal ; température de 25 °C pour le stade larvaire, stade nymphal effectué à différentes températures.

Si l'on compare (fig. 6) le développement observé au cours de cette expérience à celui qui est obtenu lorsque les insectes effectuent les stades larvaire et nymphal à une même température, nous remarquons que l'élevage des chenilles à 25 °C se traduit par une tendance à l'accroissement de la durée de développement des chrysalides ainsi que de celle de l'étalement des éclosions (résultats de 15 °C, 18 °C, 20 °C).

Remarquons aussi que les lots exposés au cours de cette 2e expérience à 15 °C, 18 °C et 20 °C ont une durée de développement nymphal sensiblement égale ou infé-

rieure à celle donnée par l'exposition à 25 °C et 27 °C. Nous en déduisons que le facteur thermique une fois l'induction réalisée, peut en agissant sur la chrysalide intensifier ou réduire l'extériorisation de la diapause estivale. Elle l'intensifie lorsque la température est au-dessus de 20 °C et peut la réduire lorsqu'elle est inférieure à 20 °C.

Les données de ces 2 expériences permettent de conclure que, sous une durée d'éclairement longue, l'exposition des chenilles à des températures relativement élevées (20 °C et 25 °C) est plus favorable à la manifestation de la diapause estivale que l'exposition à des températures relativement basses (18 °C et 15 °C). Lorsque les chenilles ont été placées dans des conditions inductrices le facteur thermique, intervenant au niveau de la chrysalide, peut limiter (température inférieure à 20 °C) l'extériorisation de la diapause estivale, sans pour autant pouvoir totalement l'empêcher ; inversement, une température supérieure à 20 °C peut l'intensifier.

## Conclusions

La population de *Mamestra brassicae* L. de basse vallée du Rhône manifeste une diapause estivale au stade chrysalide lorsque ses chenilles sont exposées, quelles que soient les conditions thermiques, à des durées d'éclairement supérieures au seuil (entre 14 et 15 heures) d'induction de la diapause nymphale hivernale. Cette observation peut être effectuée aussi bien dans les conditions naturelles qu'au laboratoire. Cette diapause peut concerner, suivant les conditions d'éclairement, une fraction ou la totalité des individus.

Dans les conditions naturelles (celles des mois de juin-juillet-août) la nymphose peut durer de 18 à 83 jours et, lors de nos observations, 53 p. 100 des chrysalides sont considérées présenter un état de diapause.

A 25 °C et sous une durée d'éclairement de 18 heures le développement des chrysalides a une durée variant de 33 à 80 jours ; toutes ont un développement avec diapause estivale (de durée supérieure à 26 jours).

A 20 °C et une photophase identique à la précédente, la durée de nymphose des insectes s'est montrée comprise entre 29 et 60 jours ; 94 p. 100 des chrysalides présentent un arrêt de développement de type estival (de durée supérieure à 32 jours).

A 25 °C, une durée d'éclairement relativement courte (15 heures), laquelle est encore supérieure au seuil d'induction de la diapause hivernale, est très peu favorable à l'apparition de la diapause estivale. Seulement 10 p. 100 des individus ont une diapause dans ces conditions. La proportion d'insectes présentant un arrêt de développement atteint 58 p. 100 à 15 h 30, tandis que la population entière le manifeste à 16 heures et 18 heures (exception faite de quelques individus à 16 heures).

Si les chenilles sont élevées sous une durée d'éclairement inductrice, les chrysalides sont d'autant plus nombreuses à manifester un état de diapause et celui-ci est d'autant plus intense (durée plus ou moins longue du développement nymphal), que les chenilles ont été exposées à une température élevée. Notamment ses manifestations sont très réduites si le stade larvaire a eu lieu à 15 °C. Le facteur thermique intervient surtout au cours du développement larvaire pendant lequel se produit l'induction, mais il agit aussi sur l'extériorisation du phénomène : plus la température d'exposition des chrysalides est élevée plus la durée de la diapause est longue et réciproquement.

Les durées de la diapause estivale précédemment indiquées pour 25 °C et 20 °C sont très inférieures à celles de la diapause hivernale réalisée aux mêmes températures. Pour une population française de *M. brassicae*, Bonnemaison (1959) signale que la durée de celle-ci varierait de 110 à 360 jours à 20 °C et qu'elle serait en moyenne égale à 200 jours à 25 °C.

La diapause estivale observée dans la population de *M. brassicae* de basse vallée du Rhône (latitude 43°-44° N) est assez semblable à celle mise en évidence par Masaki (1956) dans plusieurs populations de *M. brassicae* originaires de la partie méridionale du Japon. Cet auteur a notamment constaté, à 26 °C et 16 heures d'éclairement, lorsque les insectes élevés provenaient de régions situées à une latitude Nord proche de 40°, qu'une diapause estivale moyenne d'environ 50 jours se manifestait chez plus de 90 p. 100 des insectes. Dans les mêmes conditions d'élevage, tous les insectes appartenant à des populations originaires d'îles japonaises très méridionales (au-dessous de 30° N) ont présenté ce caractère et la durée moyenne du développement des chrysalides s'est alors montrée voisine de 130 jours.

Les travaux effectués sur les populations de basse vallée du Rhône de *M. oleracea* (résultats publiés antérieurement) et de *M. brassicae* montrent donc que les 2 espèces peuvent présenter au stade nymphal un état de diapause estivale.

Ce caractère est toutefois moins intense et sa présence moins généralisée chez *M. oleracea* que chez *M. brassicae*. Les conditions d'inductions (photophases longues, températures élevées) sont bien spécifiques de cette diapause. De ce fait elle ne peut être confondue avec la diapause de type hivernal caractérisée, à température égale, par des conditions d'induction qui lui sont propres (photophases courtes) et par sa durée qui est plus longue. L'importance de l'intervention de ce caractère écophysiologique dans le cycle évolutif de ces deux *Noctuidae* sera examinée ultérieurement.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Summary

*Comparative study of the nymphal summer diapauses existing in the Rhone's low valley populations of two* Noctuidae Hadeninae (Mamestra brassicae *L.*, Mamestra oleracea *L.*).

The studies carried out on the *M. brassicae* population of the Rhône's low valley show that a summer diapause may appear in the nymphae if the larvae are exposed to long lighting times (15 hours or more), independently from the temperature.

The results obtained by exposing the insects to several combinations of temperature and photoperiod at different stages of development prove the existence of this diapause. Besides, they give precise informations on the influence of the length of day and thermic factor on this phenomenon. At 25 °C, the proportion of diapausing nymphae increases, depending from the lengthening of light time (especially trom 15 to 16 hours). The summer diapause appears even more intensely when the rearing temperature for the larvae is higher. The thermic factor interferes too, and in the same way, when acting on the nympha itself.

At 20 and 25 °C, the diapausing nymphae have a time of development varying from 33 to 60 days and from 26 to 80 days, respectively. All the conditions beeing equal, this character is more intense and its presence more generalized in *M. brassicae* than in *M. oleracea*. In the two species, the induction factors (long lighting time, high temperature), are very specific of this diapause which, thereby, can not be mistaken with the winter diapause (inducted by short photoperiod) which, moreover, is of a longer duration.

## Références bibliographiques

BONNEMAISON L., 1959. Remarques sur la diapause de la Noctuelle du chou : *Mamestra brassicae* L. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **64,** 142-151.

CAYROL R., 1972. Famille des Noctuidae. In : BALACHOWSKY A. S., *Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture*, t. 2, vol. 2, 1334-1336, Masson, Paris.

DANILEVSKII A. S., 1961. *Photoperiodism and seasonal development of insects* (en russe). Traduction anglaise 1965, 230-231, Oliver and Boyd, Edinburg and London.

DOLIDZE G. V., 1957*a*. Studies of the most important cabbage-head pests and the improvement of methods of controlling them in Eastern Georgian conditions. Candidate's thesis. *Acad. Sci. Georg.*

DOLIDZE G. V., 1957*b*. A study of the ecology of the cabbage Moth (*Barathra brassicae* L.) in Georgia. *Trans. Inst. Plant Protection, Acad. Sci. Georg.*, **12,** 79-100.

DOLIDZE G. V., 1957*c*. Study of cabbage-head insect pests in Eastern Georgia. *Trans. Acad. Sci. Georg.*, **18,** 83-90.

MASAKI S., 1956. The local variation in the diapause pattern of the cabbage moth, *Barathra brassicae* L. with particular reference to the aestival diapause (*Lepidoptera, Noctuidae*). *Bull. Fac. Agric. Mie Univ.*, **13,** 29-46.

MASAKI S., SAKAI T., 1965. Summer diapause in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* L. (*Lepidoptera, Noctuidae*). *Jap. J. appl. Entomol. Zool.*, **9,** 191-205.

MELIS A., 1936. Contributo alla conoscenza morfo-biologica della *Barathra* (*Mamestra*) *brassicae*. *Redia*, **22,** 33-34.

OTUKA M., SANTA H., 1956. Studies on the diapause in the cabbage Armyworm (*Barathra brassicae* L.). V. On the influence of temperature on the emergence of overwintering pupae. *Oyo-Kontyu*, **12,** 133-137.

POITOUT S., BUES R., 1973. Mise en évidence d'une diapause nymphale de type « estival » dans des populations européennes de deux Lépidoptères *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.). Facteurs d'induction et aperçu sur la variabilité inter-populations de ce caractère. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, Série D, **276,** 3367-3370.

POITOUT S., BUES R., 1977. Caractéristiques du développement de *Mamestra oleracea* L. (*Noctuidae, Hadeninae*) en fonction des conditions (température, temps d'éclairement) d'exposition des chenilles. Mise en évidence d'une diapause de type « estival » dans la population de la basse vallée du Rhône. *Ann. Zool. Écol. Anim.*, **9,** 211-223.

UCHIDA T., MASAKI S., 1954. The effect of photoperiod on the induction of diapause in the cabbage moth *Barathra brassicae* L. (Studies on diapause in the cabbage moth II). *Mem. Fac. Agric. Hokkaido Univ.*, **2,** 85-95.

VAY M. J., SMITH P. M., HOPKINS B. A., 1951. The selection and rearing of leaf eating insects for use as tests subjects in the study of insecticides. *Bull. entomol. Res.*, **42,** 331-354.

*Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 1977, **9** (2), 235-259.

# Quelques aspects génétiques de l'hétérogénéité de manifestation de la diapause estivale dans les populations européennes de deux Lépidoptères *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.).

S. POITOUT et R. BUES

*Station de Zoologie,*
*Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,*
84140 *Montfavet* (*France*)

## Résumé

La variabilité de manifestation du caractère diapause estivale est étudiée dans les populations naturelles locales (basse vallée du Rhône) de *Mamestra oleracea* L. et de *Mamestra brassicae* L. Des différences apparaissent entre familles d'insectes (provenant chacune d'un couple) chez les 2 espèces ; entre individus de sexes différents uniquement chez *M. oleracea*. Les possibilités de sélection que fait apparaître l'étude de la variabilité sont exploitées : nous obtenons en 6 générations une différenciation de lignées avec et sans diapause chez *M. oleracea* et la formation de lignées à diapause de plus ou moins longue durée chez *M. brassicae*.

Les structures de populations de différentes origines géographiques sont par ailleurs comparées pour chacune des espèces : 3 populations pour *M. oleracea* (Avignon, Plaine orientale corse, Rennes) ; 6 populations pour *M. brassicae* (Basse Ardèche, Avignon, Charente, Rennes, Savoie, Zurich).

L'ensemble des résultats démontre que la présence et la durée de la diapause estivale sont des caractères héréditaires.

Les variations de manifestation de la diapause constatées entre populations des 2 espèces d'origine géographique différente peuvent s'interpréter en faisant uniquement intervenir des modifications de fréquence génique. Il en découle que ce caractère, assez labile, d'expression peu intense, joue un rôle appréciable sur le plan de l'adaptation de ces 2 espèces sédentaires à leur milieu.

Lorsque les populations de *Mamestra oleracea* ou de *Mamestra brassicae*, originaires de la basse vallée du Rhône, sont exposées à certaines interactions de facteurs (particulièrement aux températures supérieures à 20 °C et sous durée d'éclairement supérieure à 15 h 30), soit dans les conditions naturelles, soit au laboratoire, une fraction de l'ensemble des individus qui les composent peuvent présenter une diapause de type estival. A 25 °C et 18 heures d'éclairement, 50 p. 100 et 100 p. 100 des chrysalides respectivement chez *M. oleracea* et *M. brassicae*, manifestent une diapause comprise, pour les 2 espèces, entre environ 26 jours et 80 jours (Poitout et Bues, 1973). Deux aspects de la variabilité que présentent les populations naturelles à cet égard

peuvent être distingués : soit la fréquence d'extériorisation de la diapause estivale, soit sa durée. La synthèse des deux peut être graphiquement représentée par la courbe de répartition des individus en fonction de la durée du développement nymphal (fig. 1, 2, 3, etc...). Nous dirons qu'une population donnée présente vis-à-vis de la manifestation de la diapause un certain type de structure.

Alors que dans les publications antérieures (Poitout et Bues, 1977) nous nous sommes attachés à montrer l'influence des facteurs extrinsèques sur la structuration, nous envisageons ici d'étudier plus particulièrement l'action éventuelle de facteurs intrinsèques d'ordre génétique : caractère sexuel, facteur parental, influence de la sélection et de l'origine géographique des populations.

## I. — Conditions expérimentales

L'élevage d'insectes, nécessité par cette étude, a été effectué selon une technique déjà publiée et en se servant comme aliment d'un milieu artificiel de constitution relativement simple (Poitout et Bues, 1970 et 1974).

Les différents points de notre étude ont été abordés sur les 2 espèces, chacune d'entre elles présentant des particularités à cet égard (Poitout et Bues, 1977).

Les insectes sur lesquels nous expérimentons appartiennent toujours à une 1re génération d'élevage, sauf dans le cas de l'essai de sélection.

L'étude de l'influence du caractère sexuel, des parents ou de la sélection a été réalisée sur les populations de basse vallée du Rhône, à 25 °C sous 18 heures d'éclairement. L'étude de la variabilité de structure de l'hétérogénéité en fonction de l'origine géographique des populations a été réalisée dans les mêmes conditions, mais en outre *M. oleracea* a été exposé à 25 °C et à 20 °C à différentes durées d'éclairement (notamment pour les populations de basse vallée du Rhône et de Rennes).

Pour les 2 espèces les durées de développement nymphal précédemment déterminées, au-delà desquelles nous considérons que les chrysalides ont une diapause, sont à 25 °C et 20 °C, respectivement de 26 et 32 jours.

## II. — Résultats obtenus

### A. — *Influence du sexe*

1. *M. oleracea.*

Pour des insectes élevés à 25 °C et 18 heures de durée d'éclairement, la répartition de 1 937 éclosions de chrysalides par classe de durée de développement de 4 jours a précédemment été présentée (Poitout et Bues, 1977). En utilisant les mêmes données numériques mais en séparant mâles et femelles, nous obtenons les distributions des éclosions pour chacun des 2 sexes (fig. 1). Nous mettons ainsi en évidence que la fraction de la population ne manifestant pas de diapause est plus importante chez les femelles que chez les mâles, tout en constatant que la durée d'étalement des éclosions et que la durée moyenne de la diapause sont de valeurs assez proches pour les 2 sexes.

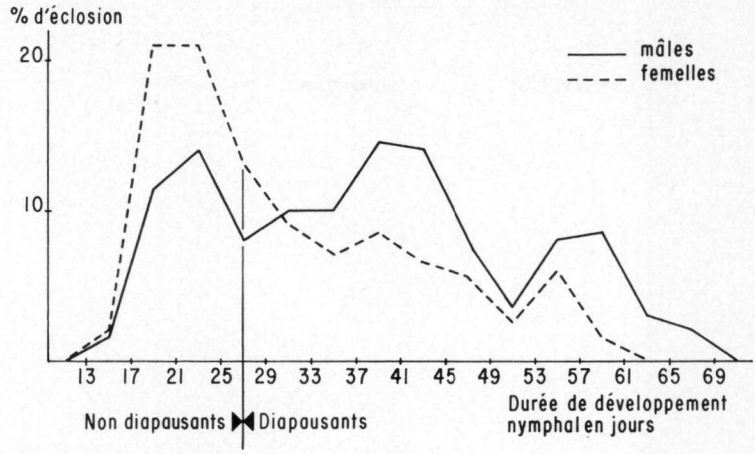



FIG. 1. — *Distribution* (p. 100) *des chrysalides mâles et femelles de* M. oleracea *selon leur durée de développement à* 25 °C (*élevage larvaire effectué à* 25 °C *avec* 18 h *de durée d'éclairement*).

La comparaison des pourcentages d'insectes sans diapause de chacun des sexes (femelles : 50,9 p. 100 ; mâles : 31,6 p. 100), par la méthode de l'écart réduit, indique une différence significative (au seuil 1 p. 100).

Si nous examinons séparément chacun des groupes de progénitures (familles) issus de 39 couples, nous confirmons ce résultat : 28 d'entre eux ont une fraction de femelles supérieure à celle des mâles dans la partie sans diapause des populations.

2. *M. brassicae.*

Les figures 2 et 3 montrent la répartition des éclosions des mâles et des femelles de cette espèce en fonction de la durée du développement nymphal.

La figure 2 concerne 623 éclosions d'insectes de la basse vallée du Rhône. Nous ne pouvons pas dans ce cas juger de la différence de présence du caractère entre les sexes, toute la population concernée étant dans ces conditions sujette à une diapause. Toutefois nous constatons que la durée de celle-ci est identique chez les mâles et les femelles.

La figure 3 montre la répartition de 215 éclosions d'insectes originaires d'autres régions géographiques (Bretagne, Savoie, Suisse). Son examen fait ressortir que la présence de diapause chez les mâles et les femelles semble d'égale importance pour cette espèce et confirme l'égalité de la durée de celle-ci entre les 2 sexes.

### B. — *Etude comparée de la structure entre les progénitures de parents différents* (Familles)

1. *M. oleracea.*

a) *Variabilité de manifestation de la diapause entre familles.*

Nous avons élevé séparément les descendances de 37 femelles fécondées dans la nature et capturées de juin à octobre, au piège lumineux. La probabilité pour que

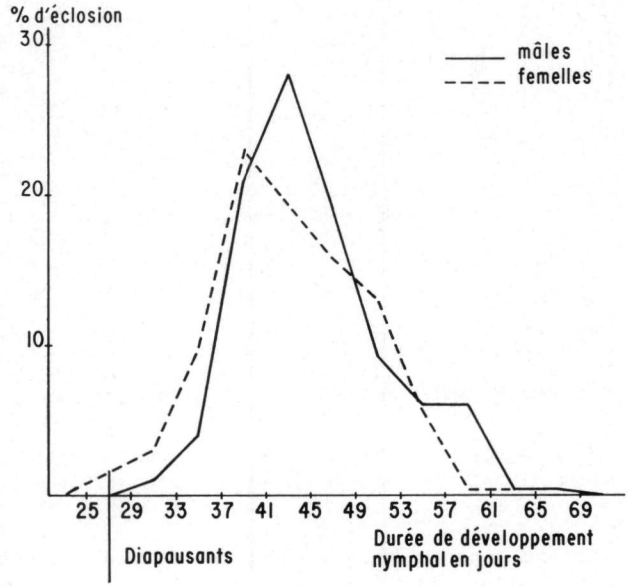



FIG. 2. — *Distribution* (p. 100) *des chrysalides mâles et femelles de* M. brassicae, *appartenant à la population de basse vallée du Rhône, selon leur durée de développement à* 25 °C (*élevage larvaire effectué à* 25 °C *avec* 18 h *de durée d'éclairement*).

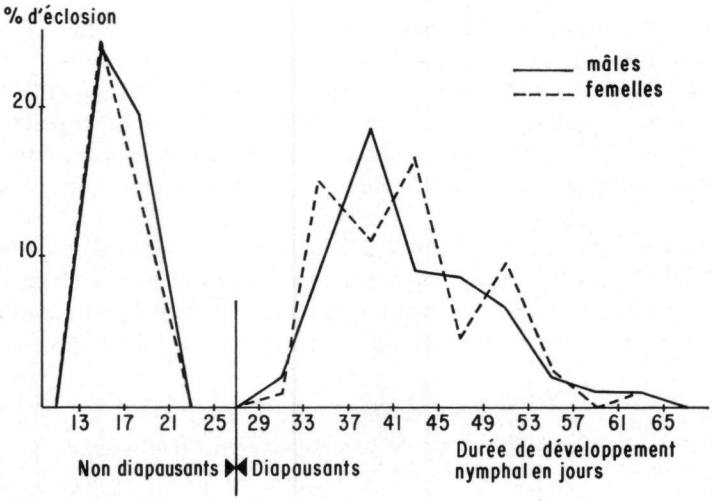



FIG. 3. — *Distribution* (p. 100) *des chrysalides mâles et femelles de* M. brassicae, *appartenant à un ensemble de populations* (*originaires de Bretagne, Suisse, Savoie*), *selon leur durée de développement à* 25 °C (*élevage larvaire effectué à* 25 °C *avec* 18 h *de durée d'éclairement*).

2 femelles aient été fécondées par le même mâle est excessivement faible. Nous pourrons donc considérer que nous aurons à faire à 37 descendances, ou familles, différentes. Le nombre d'éclosions nymphales enregistré dans chacune des familles est variable (entre 100 et 20) selon le nombre des insectes installé au sdépart et la mortalité en cours d'élevage. Pour chacune d'entre elles, la répartition des éclosions entre 5 classes de durées de développement nymphal a été réalisée. La 1re classe (1) correspond aux individus sans diapause nymphale (13-26 jours) ; les classes suivantes (2, 3, 4, 5) sont les 4 décades successives (27-36 jours), (37-46 jours), (47-56 jours), (57-66 jours) ; elles comprennent tous les individus dont les chrysalides manifestent une diapause. Pour montrer la variabilité entre les différentes familles tant en ce qui concerne le nombre d'insectes avec diapause qu'en ce qui concerne la durée de celle-ci, nous avons, pour chacune des classes de durée de développement nymphal définies ci-dessus, dressé un histogramme indiquant le nombre de familles dont le pourcentage d'éclosions se trouve compris dans l'un des intervalles de 10 p. 100 établis de 0 à 100.

L'examen des différents histogrammes de la figure 4 permet de préciser quelques points au sujet de la variabilité inter-familles.

L'histogramme 1 nous indique que plus de la moitié des familles ont de 20 à 60 p. 100 de leurs individus sans diapause. Il nous montre par ailleurs que dans toutes les familles le caractère diapause apparaît chez une fraction plus ou moins importante des insectes les composant, une seule le manifestant chez tous ses individus.

L'examen des histogrammes 2 à 5 montre que pour les familles avec diapause le maximum d'éclosions se situe dans la classe 3 (37 à 46 jours), ce que l'on retrouve d'ailleurs dans la figure 1.

Les plus longues durées de développement nymphal (57 à 66 jours) comprennent encore 10 des 37 familles étudiées.

En résumé il est constaté que, dans presque toutes les descendances issues de différents couples, il existe des insectes avec et sans diapause. Cependant, l'évolution quantitative des éclosions en fonction du temps est très différente selon les familles. Certaines ont peu d'individus avec diapause, d'autres beaucoup et, parmi ceux chez lesquels elle est induite, elle est de durée en moyenne assez variable selon les descendances. Ceci permet de présumer que la constitution par sélection de lignée avec ou sans diapause dans des conditions données (25 °C/18 heures d'éclairement), est possible et pourra être éventuellement réalisée après un nombre de générations relativement peu important.

b) *Développement larvaire, durée du développement nymphal des premiers adultes éclos, proportion d'insectes diapausants.*

Pour approfondir l'étude de la variabilité existant entre familles nous avons recherché, sur l'ensemble des résultats obtenus de 33 d'entre elles, s'il n'existait pas une relation entre la durée moyenne du développement larvaire et la durée du développement nymphal du ou des premiers adultes éclos. Dans les conditions très comparables auxquelles les familles sont exposées, ceci grâce à l'utilisation de l'élevage sur milieu artificiel, nous observons que la durée moyenne du développement larvaire est assez variable (comprise entre 16 et 20 jours). Il existerait donc potentiellement une hétérogénéité s'extériorisant par une durée du développement larvaire plus ou moins

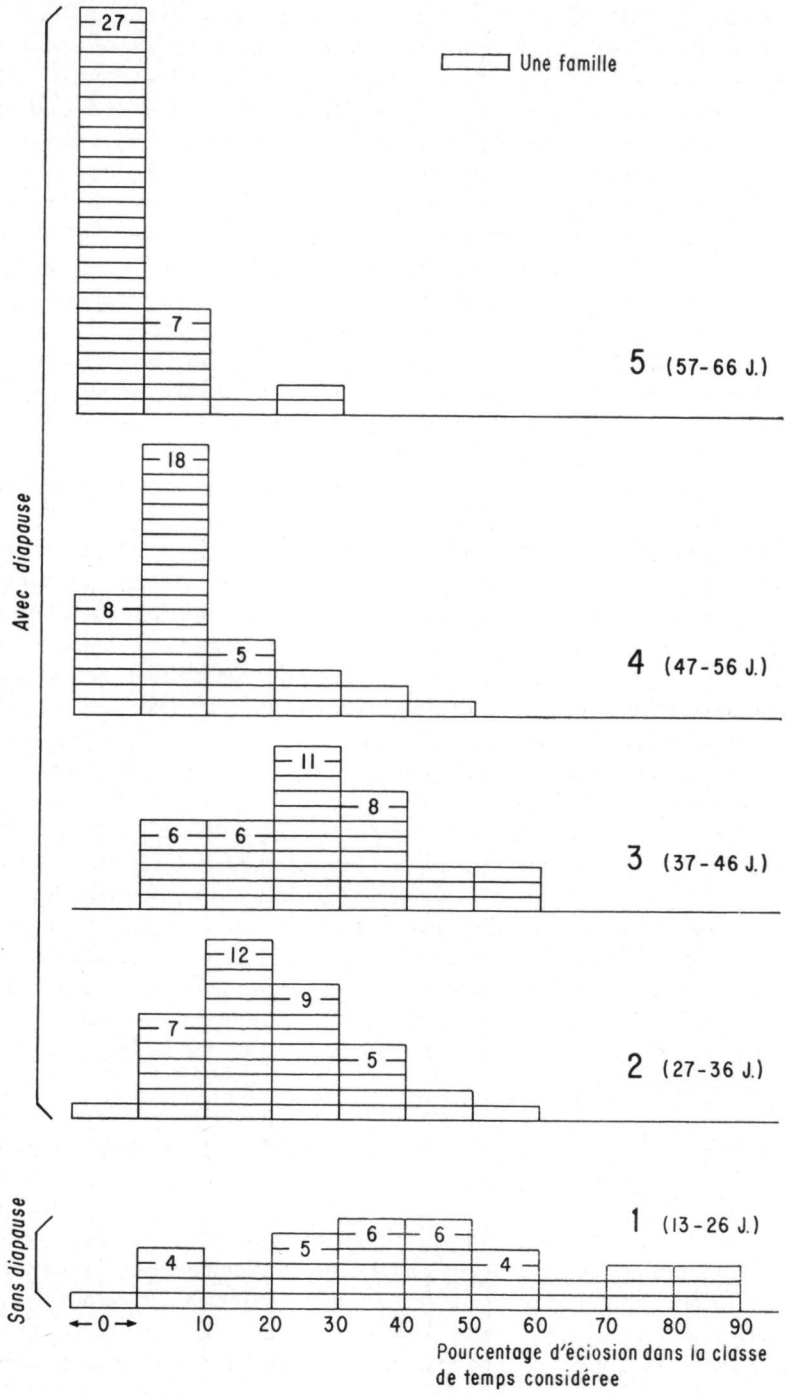



FIG. 4. — *Etude de la variabilité inter-familles de manifestation de la diapause estivale chez* M. oleracea. *Histogrammes indiquant à l'intérieur d'une classe donnée de durée de développement, la distribution des 37 familles suivies selon l'importance des éclosions nymphales à l'intérieur de cette classe.*

longue. Par contre, il est observé une assez grande constance entre familles en ce qui concerne la durée du développement des premières chrysalides écloses.

Afin de montrer l'existence d'une corrélation positive, apparemment existante, entre la durée du développement larvaire et la proportion d'insectes manifestant une diapause estivale il est nécessaire de tenir compte d'une remarque inhérente à notre méthode d'appréciation. La séparation que nous faisons entre insectes avec et sans diapause estivale est basée sur des évaluations moyennes : à 25 °C prénymphose moyenne de 18 jours, durée de développement des chrysalides inférieure ou égale à 26 jours pour les uns, et supérieure pour les autres. Il est de ce fait compréhensible, étant donné la variabilité mise en évidence en ce qui concerne la durée de l'état larvaire, qu'il y ait un certain nombre d'erreurs commises dans l'attribution des insectes situés à la limite des 2 catégories (avec ou sans diapause). Elles se traduisent par une surévaluation de la fraction à diapause dans les familles à développement larvaire relativement rapide et à une sous-évaluation dans le cas contraire. Pour éliminer les individus litigieux, à développement nymphal de durée située à la limite de celle des insectes sans diapause et à diapause, la relation a été recherchée entre la durée moyenne du développement larvaire et l'importance de la fraction des individus éclos après un développement nymphal de 36 jours au lieu de 26. C'est d'ailleurs après cette durée qu'il est observé en général une recrudescence des éclosions. Ceci est visible figure 1 et est confirmé figure 4 (histogramme 3). Les insectes qui éclosent au-delà de cette limite ont des chrysalides qui peuvent être toutes considérées avec certitude appartenir à la catégorie avec diapause. Nous avons réparti les familles dans différentes classes de durée moyenne de développement larvaire pour lesquelles nous avons calculé la proportion moyenne d'insectes par famille dont la durée de développement des chrysalides est supérieure à 36 jours. Les résultats sont les suivants :

16,1 - 17 jours : 25 p. 100
17,1 - 18 jours : 36,1 p. 100
18,1 - 19 jours : 39,1 p. 100
19,1 : 20 jours : 54,5 p. 100.

Pour les différentes familles examinées, il existe donc un lien entre la durée moyenne du développement larvaire et le pourcentage d'insectes ayant des chrysalides avec diapause estivale. Plus la première est longue plus le second est important.

c) *Influence de l'origine saisonnière des familles.*

Nous avons aussi recherché en nous référant à la manifestation de la diapause estivale à 25 °C 18 heures, s'il existait des différences de structure entre familles issues de femelles capturées au printemps (mai-juin) et celles issues de femelles capturées en automne (août-septembre). A cet effet, nous avons opposé un groupe de 11 familles printanières à un groupe de 17 familles automnales. Dans le premier, 364 des 628 chrysalides sont avec diapause contre 370 sur 666 dans le second. Un test Chi 2 appliqué à ces données montre qu'il n'existe pas de différence significative (seuil 5 p. 100) entre insectes dont les parents appartiennent respectivement aux populations naturelles printanière ou automnale.

Si, pour les différentes années au cours desquelles nos travaux ont été conduits, nous comparons par la même méthode les familles automnales originaires de femelles

d'août à celles originaires de femelles de septembre, nous concluons à une différence significative (seuil 5 p. 100).

Elle s'explique, car l'ascendance des parents à l'origine des différentes familles automnales est constituée par la 1re génération annuelle de *M. oleracea*. La présence des adultes soit en septembre soit en août est, tout au moins en partie, liée à l'induction dans les conditions naturelles d'une diapause estivale de durée plus ou moins longue. L'observation d'une différence significative entre la fréquence d'apparition de diapause des descendances d'insectes capturés à l'un ou l'autre des 2 mois, est un argument en faveur de la transmission héréditaire du caractère que nous étudions.

2. *M. brassicae.*

A défaut de pouvoir observer des différences entre familles de *M. brassicae* en se basant sur la fréquence d'apparition du caractère diapause (toutes les chrysalides manifestant ce caractère dans la population de basse vallée du Rhône) il est possible de mettre en évidence des variations au sujet de la durée de cette diapause.

Chez la plupart des familles, la fraction la plus importante des éclosions se situe entre 37 et 56 jours de développement nymphal. Les différences que nous pouvons établir concernent les proportions d'éclosions au-delà de cette dernière durée ; 12 des 16 familles examinées y ont des représentants à des pourcentages variant de 0 à 94 p. 100.

Par analogie avec ce qui a été observé chez *M. oleracea*, nous avons essayé de trouver une relation entre la durée moyenne du développement larvaire de chaque famille et, dans ce cas, avec la durée de la diapause. Pour des familles dont le développement larvaire est compris dans des intervalles de temps donnés, la proportion moyenne d'éclosions par famille au-delà de 46 jours de développement nymphal est la suivante :

15,1 - 16 jours : 42,1 p. 100
16,1 - 17 jours : 65,5 p. 100
17,1 - 18 jours : 86,0 p. 100.

Dans ce cas aussi, nous mettons en évidence une relation positive entre la durée moyenne du développement larvaire et la durée de la diapause.

### C. — *Modification de la structure des populations par sélection*

Un certain nombre de travaux de sélection ont été réalisés sur des caractéristiques du développement des insectes. Ils concernent aussi bien la rapidité du développement larvaire ou nymphal (Sang et Clayton, 1957, sur *Drosophila melanogaster* Mor. ; Englebert et Bell, 1970, sur *Tribolium castaneum* Herbst), que la présence d'un état de diapause à un stade déterminé (Arbuthnott, 1944, sur les chenilles de *Pyrausta nubilalis* Hb. ; Le Berre, 1953, sur l'œuf de *Locusta migratoria gallica* Rem., Barry et Adkisson, 1966, sur larve de *Pectinophora gossypiella* Saun., Ismail et Fuzeau-Braesch, 1972, sur *Gryllus campestris* L. à l'état larvaire). Une fois les lignées isolées, l'étude de corrélation entre d'autres caractères biologiques et la présence ou l'absence de diapause peut éventuellement être envisagée (Arbuthnott, 1944 ; Ismail et Fuzeau-Braesch, 1972).

En élevant les insectes de basse vallée du Rhône, dans des conditions très favorables à la manifestation d'une diapause nymphale de type estival (25 °C, 18 heures d'éclairement), nous venons de montrer (paragraphe précédent), chez *M. oleracea* et *M. brassicae*, l'existence d'une variabilité importante de durée de développement entre groupe de chrysalides appartenant à des familles différentes. Cette variabilité a trait, pour les 2 insectes, à la durée de la diapause considérée ; mais chez *M. oleracea*, où contrairement à ce qui se passe pour *M. brassicae* il est rare que toutes les chrysalides comprises dans une famille aient une diapause, elle concerne aussi la proportion d'insectes manifestant le caractère. Ces observations nous ont incité à tenter, à 25 °C sous 18 heures d'éclairement, d'une part la sélection pour *M. oleracea* de lignées présentant et ne présentant pas de diapause, d'autre part la sélection pour *M. brassicae* de lignées manifestant cet état pendant une durée plus ou moins longue.

1. *M. oleracea. Sélection de lignées avec ou sans diapause.*

Pour cette espèce, la sélection a été effectuée à partir de 5 familles d'insectes provenant de femelles capturées dans la nature en juin. Afin d'avoir un nombre élevé de femelles fertiles et de pouvoir récolter suffisamment d'œufs par femelles, nous plaçons les adultes par couple isolé. Dès la 1re génération, nous avons accouplé les insectes au hasard sans tenir compte des familles et nous avons, tout au long de notre expérience, toujours pris le plus possible de descendances de couples différents pour assurer la génération suivante. En effet, certains de nos essais de sélection n'ont pu être menés à bien par absence de vigueur des lignées (mortalité importante des chenilles et manque de fertilité des papillons). Si nous nous référons aux études que nous avons réalisées antérieurement chez les noctuelles, il s'agit là principalement d'effets d'un degré trop élevé de consanguinité (Poitout, 1969). Parfois au détriment d'un gain sur le plan de la sélection, nous avons donc toujours veillé à éviter de commettre cette erreur dans la conduite de nos élevages.

Nous avons dans ces conditions, au cours des générations successives, essayé de constituer 2 lignées, l'une ne comprenant que des insectes manifestant l'état de diapause, l'autre constituée d'insectes ne le présentant pas. Ce travail a pu être conduit pendant 7 générations (7 pour la lignée sans diapause, 6 pour la lignée avec diapause). Le schéma général de la conduite de la sélection et les résultats obtenus sont indiqués dans la figure 5. A la 6e génération nous observons que la lignée sans diapause ne comprend que quelques individus pouvant présenter ce caractère alors que la lignée avec diapause (développement nymphal plus grand que 26 jours) ne comporte aucune exception. A la 7e génération, aucun individu de la lignée sans diapause n'a un développement nymphal excédant 26 jours. A ce même quantième de génération, il n'a pas été possible de maintenir en élevage la lignée avec diapause.

La population de départ (G 1) étant comprise, l'évolution du pourcentage de chrysalides avec diapause dans l'une et l'autre des lignées a été la suivante : dans la première (50, 22, 21, 14, 5, 5, 1, 2) ; dans la seconde (50, 50, 85, 85, 91, 100).

Les lignées obtenues par sélection ont des durées moyennes de développement nymphal qui se situent respectivement à l'intérieur des 2 premiers modes de la figure 1 ou de la figure 5 (éclosions en G 1). Il est exclu de pouvoir sélectionner par rapport au mode 3 (diapause estivale longue) qui comprend toujours peu d'individus.

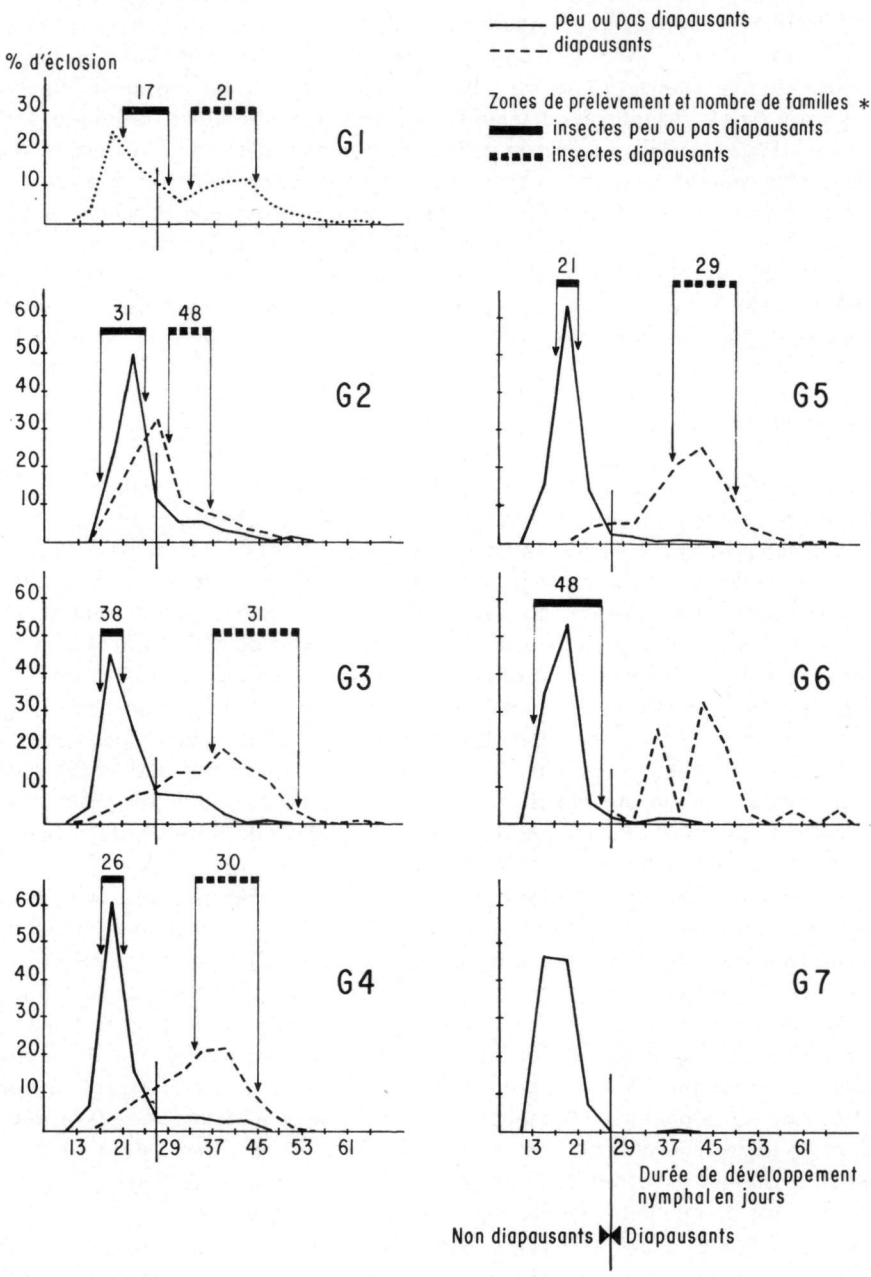



FIG. 5. — *Sélection de lignées exclusivement composées d'individus présentant ou ne présentant pas le caractère diapause estivale chez* M. oleracea.

* Emplacement du prélèvement dans la structure d'une génération donnée, des papillons à l'origine des différentes familles (nombre indiqué) retenues pour assurer la génération suivante.

L'influence de la sélection sur la durée moyenne du développement nymphal est indiquée dans la figure 6 A. Respectivement pour les lignées sans diapause et avec diapause, le développement nymphal devient significativement (seuil 5 p. 100) plus court ou plus long que celui de la 1re génération, dès la 2e génération pour l'une et à la 3e génération pour l'autre. Nous avons par ailleurs (fig. 6 B) examiné les changements de durée moyenne du développement larvaire intervenant en relation avec la sélection. Elle tend à diminuer dans le cas de la lignée sans diapause et à augmenter pour la lignée avec diapause. Elle devient significativement différente de celle de la 1re génération, dans le 1er cas à la 5e génération, dans le second à partir de la 4e. Cette observation est analogue à celle faite dans le paragraphe précédent où nous constatons chez les familles à forte proportion de nymphes en diapause une tendance à avoir un développement larvaire relativement lent.

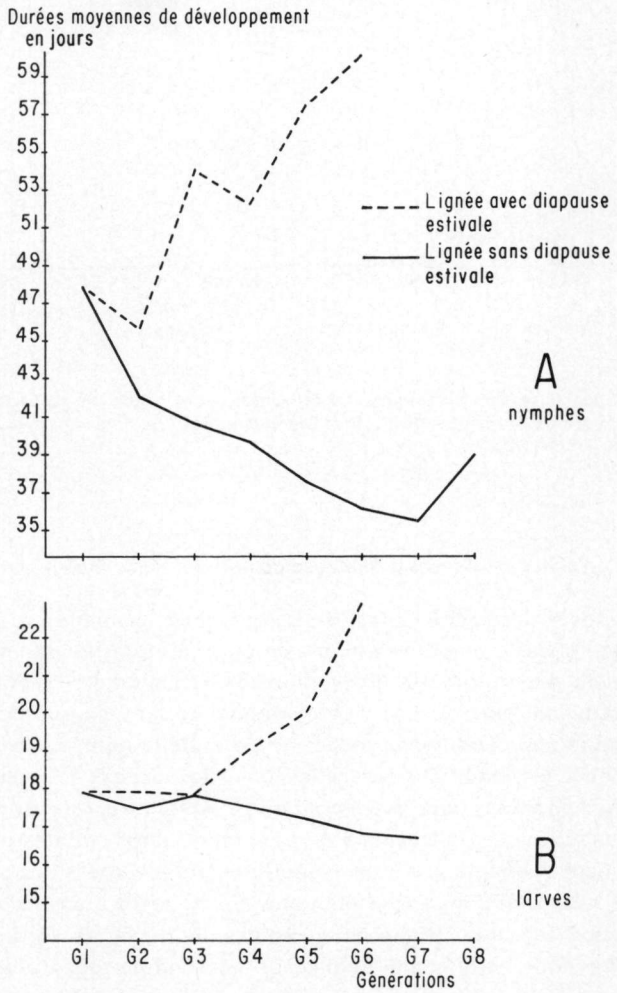



FIG. 6. — *Chez M. oleracea, évolution de la durée moyenne du développement nymphal* (A) *et larvaire* (B) *lors de la sélection de lignées composées d'individus manifestant ou ne manifestant pas de diapause nymphale estivale.*

Après croisement entre lignée sans diapause de 7e génération et lignée avec diapause de 5e génération, il est obtenu, quel que soit le sens du croisement, une structuration intermédiaire à celle des lignées parentales. Celle-ci est montrée dans la figure 7. Son examen permet de constater que la répartition des éclosions en F 1 est déportée vers celle de la lignée de développement nymphal le plus court. Le fait que les individus de la lignée à diapause intervenant dans le croisement soient prélevés parmi les premiers individus éclos de la 5e génération peut en être l'explication.

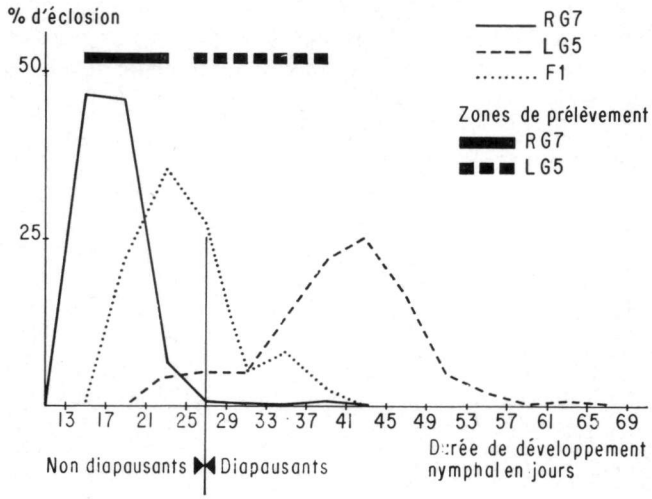



FIG. 7. — *Résultat du croisement entre lignées sélectionnées de* M. oleracea *respectivement composées d'insectes sans diapause nymphale estivale de 7e génération* (RG 7) *et d'insectes avec diapause nymphale estivale de 5e génération* (RG 5).

$$F1 = RG7 \times RG5 + RG5 \times RG7.$$

2. *M. brassicae. Sélection de lignées à diapause de plus ou moins longue durée.*

Pour cette espèce la sélection effectuée a pour objet l'obtention à 25 °C 18 heures d'éclairement de lignées à diapause estivale de plus ou moins longue durée. La population naturelle de départ fut constituée d'un lot de chenilles, récoltées au dernier stade sur Chou courant juin, dont la mue nymphale eut lieu fin juin-début juillet dans un abri-insectarium aux conditions proches de celles de la nature. De ce lot, constamment maintenu dans les conditions naturelles, ont éclos entre le 17 juillet et le 31 juillet un 1er groupe de 9 papillons puis, du 14 août au 18 septembre, un ensemble de 44 individus. Les descendances des 2 fractions de population ainsi définies ont été mises en élevage séparément et ont été soumises respectivement, au cours des générations successives et dans nos conditions expérimentales (25 °C et 18 heures d'éclairement), à 2 types de pression sélective : l'une pour réduire la durée de la diapause estivale (lignée R), l'autre pour l'augmenter (lignée L). La conduite générale de la sélection s'est faite avec les mêmes précautions que celles signalées pour *M. oleracea*.

Les résultats obtenus au cours de 5 générations de chacune des lignées sont indiqués dans la figure 8. Son examen conduit à un certain nombre de commentaires.

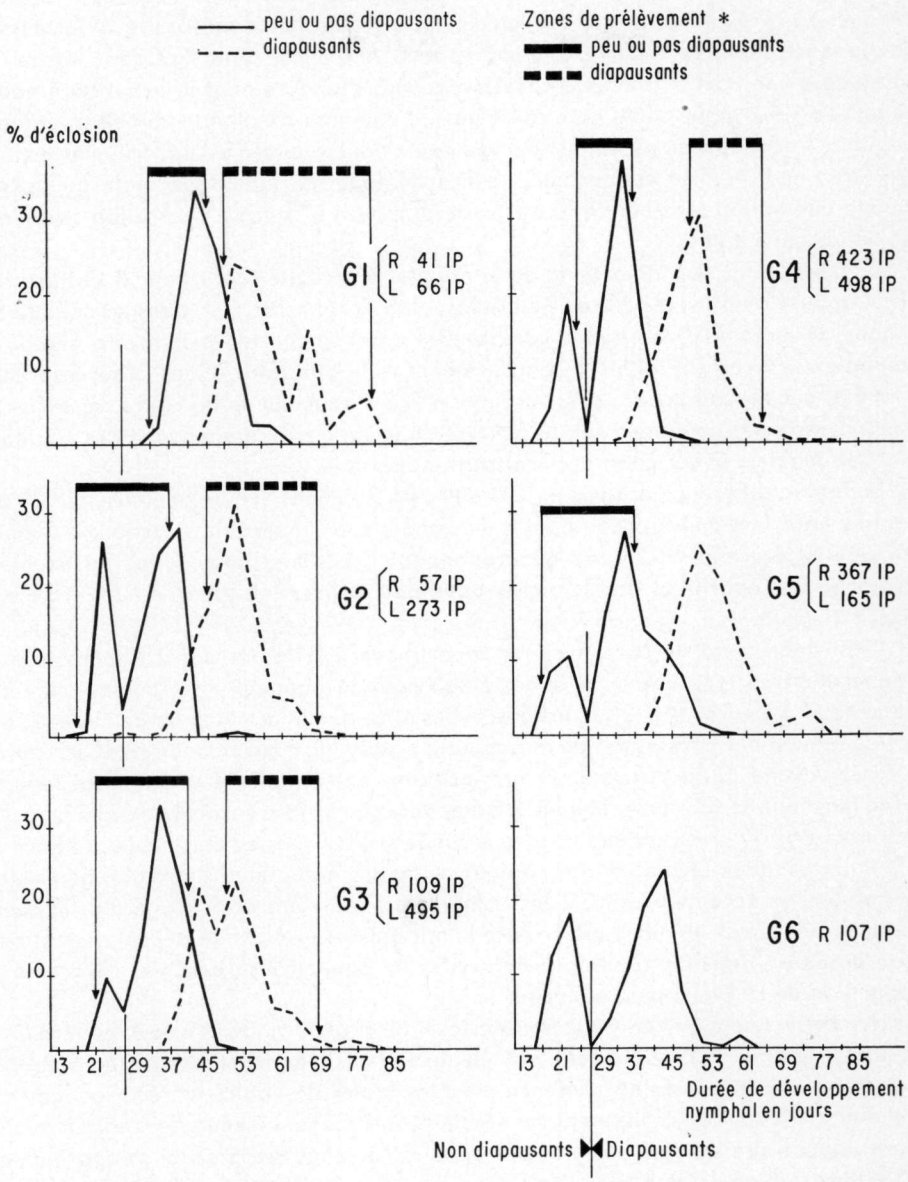



FIG. 8. — *Sélection de lignées de* M. brassicae *manifestant plus ou moins intensément le caractère diapause estivale. A chaque génération est indiqué le nombre d'insectes respectivement obtenu dans la lignée à insectes peu ou pas diapausants* (R) *et dans celle à insectes diapausants* (L).

* Emplacement du prélèvement, dans la structure d'une génération donnée, des papillons dont la descendance compose la génération suivante.

Les individus ne présentant pas de diapause dans les conditions naturelles, qui constituent la fraction minoritaire de la population d'insectes récoltés, donnent naissance, à 25 °C et 18 heures d'éclairement, à une lignée dont tous les insectes ont une diapause de durée relativement courte en G 1. A partir de la G 2, cette lignée est constituée d'une part d'insectes à chrysalides sans diapause dont la proportion varie peu au cours des générations et, d'autre part, d'une majorité d'individus chez lesquels est induite une diapause nymphale de type court dont la durée est encore inférieure à celle notée en G 1. Pour ces derniers, l'efficacité de la sélection apparaît jusqu'en G 3 par une diminution sensible de la durée de diapause à chaque génération ; ce n'est plus le cas en G 4 et G 5.

La fraction la plus importante de la population récoltée comprenant les insectes avec diapause dans les conditions naturelles, est à l'origine en G 1, dans les conditions où nous travaillons, d'une lignée comprenant uniquement des individus à diapause nymphale relativement longue. Contrairement à ce que nous avons observé précédemment, aucun insecte sans diapause nymphale n'apparaît ici au cours des générations successives. Quelle que soit la génération, cette lignée nous donne des résultats assez semblables, la sélection apparaissant inopérante.

En fait, la différence acquise en G 2 entre les 2 lignées évolue peu ensuite. Si l'on examine dans le détail la façon dont a été conduite en général la sélection, il semble bien que la descendance d'une génération donnée ait été prise dans un éventail trop large de répartition des éclosions pour que la pression sélective soit vraiment efficace.

Il est intéressant de comparer les répartitions d'éclosions des 2 lignées à leur 5e génération au type que nous avons établi pour la population de basse vallée du Rhône de *M. brassicae* (fig. 2). Nous observons ainsi que la distribution de la durée du développement des chrysalides de la population sauvage (moyenne entre 41-45 jours) est assez voisine de la distribution intermédiaire entre lignée L à diapause longue (durée moyenne 49-53 jours) et lignée R à diapause courte (durée moyenne 33-37 jours). Nous noterons que la population sauvage est de structure assez voisine de la lignée R en G 1. De ce fait le phénotype sans diapause apparu doit pouvoir être plus généralement obtenu en accouplant en G 1 la 1re moitié des individus éclos d'une souche quelconque. Dans le cas de notre expérience le fait que les insectes de départ n'aient pas eu de diapause dans les conditions naturelles ne pouvait être que plus favorable à l'apparition de ce phénotype nouveau.

Un croisement a été réalisé entre insectes R de 6e génération et L de 4e génération. Les 2 possibilités d'accouplement ont été exploitées, les femelles d'une catégorie d'insectes ayant été mises en présence avec les mâles de l'autre et réciproquement. Quel que soit le sens du croisement, les résultats obtenus sont identiques ; nous n'avons donc comparé que les données globales de la F 1 à celles des populations parentales (fig. 9). En 1er examen, la F 1 est d'une structure se rapprochant de celle de la lignée R. Une partie de ses insectes ne présentent pas de diapause ; une autre, la plus importante, en présente une mais de durée relativement courte. Une différence apparaît malgré tout car une fraction de l'ensemble des individus est comprise dans un mode supplémentaire au graphique caractérisant la lignée R et qui coïncide avec celui que l'on observe pour les insectes L. Si l'on considère les fractions d'insectes appartenant aux 3 modes (insectes non diapausants, à diapause courte, à diapause longue) la structure de la F 1 se montre intermédiaire entre celles des 2 lignées parentales.

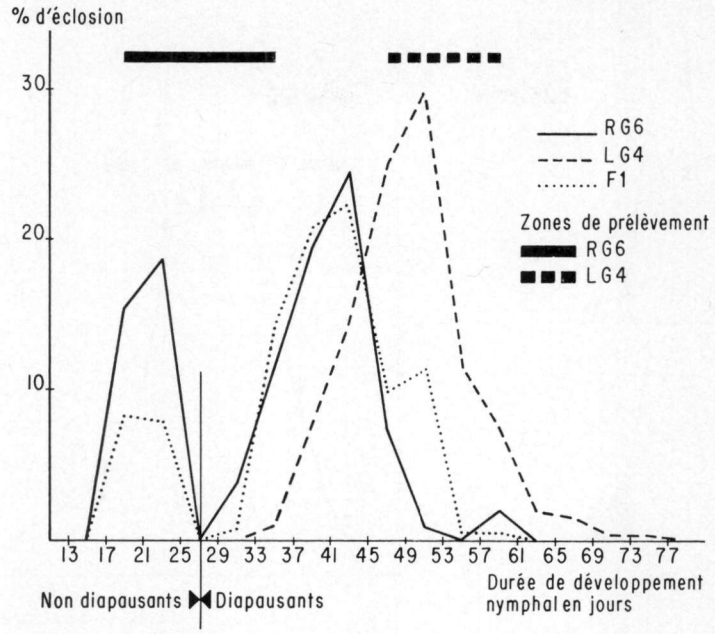



FIG. 9. — *Résultat du croisement entre lignées sélectionnées de* M. brassicae, *respectivement composées d'insectes à diapause nymphale estivale courte de 6e génération* (RG 6) *et d'insectes avec diapause nymphale estivale longue de 4e génération* (LG 4).

$$F1 = RG6 \times LG4 + LG4 \times RG6 .$$

L'examen de la F 1 du croisement R × L ainsi que les résultats obtenus lors de l'expérience de sélection indiquent une variation discontinue entre phénotypes non diapausant et diapausant dans les conditions données. Des résultats complémentaires qui seront ultérieurement publiés montrent cependant que le déterminisme génétique de la diapause est complexe et de type polygénique. La durée du développement nymphal, dans les conditions où il est étudié, serait dépendante du rapport entre quantité de gènes déterminant un développement de type long (état de diapause) et quantité de gènes déterminant un développement de type court (état de non diapause).

Les résultats d'une autre expérience montrent que la durée de la diapause estivale elle-même est en partie sous l'influence de facteurs génétiques. Pour cela, nous avons étudié séparément les descendances d'insectes prélevés dans 5 zones différentes de la structure d'une population d'élevage n'ayant subi aucune pression sélective volontaire. En classant les différentes descendances par ordre croissant de durée de développement nymphal caractérisant la zone de choix de leurs parents nous constatons que de la 1re à la 5e il apparaît une tendance à l'allongement de la durée du développement des chrysalides qui, dans ce cas, manifestent toutes une diapause (fig. 10). Une comparaison a été établie entre la structure de l'ensemble des 2 premières parties et celle de l'ensemble des 3 dernières. Nous avons pour cela réparti les éclosions des 2 groupes ainsi constitués en classes de 5 jours, puis utilisé le critère de l'information (critère 2 I). La différence que montre la figure 10 entre les durées de diapause des 5 descendances est trouvée significative (seuil 5 p. 100 du Chi 2) entre les 2 groupes.

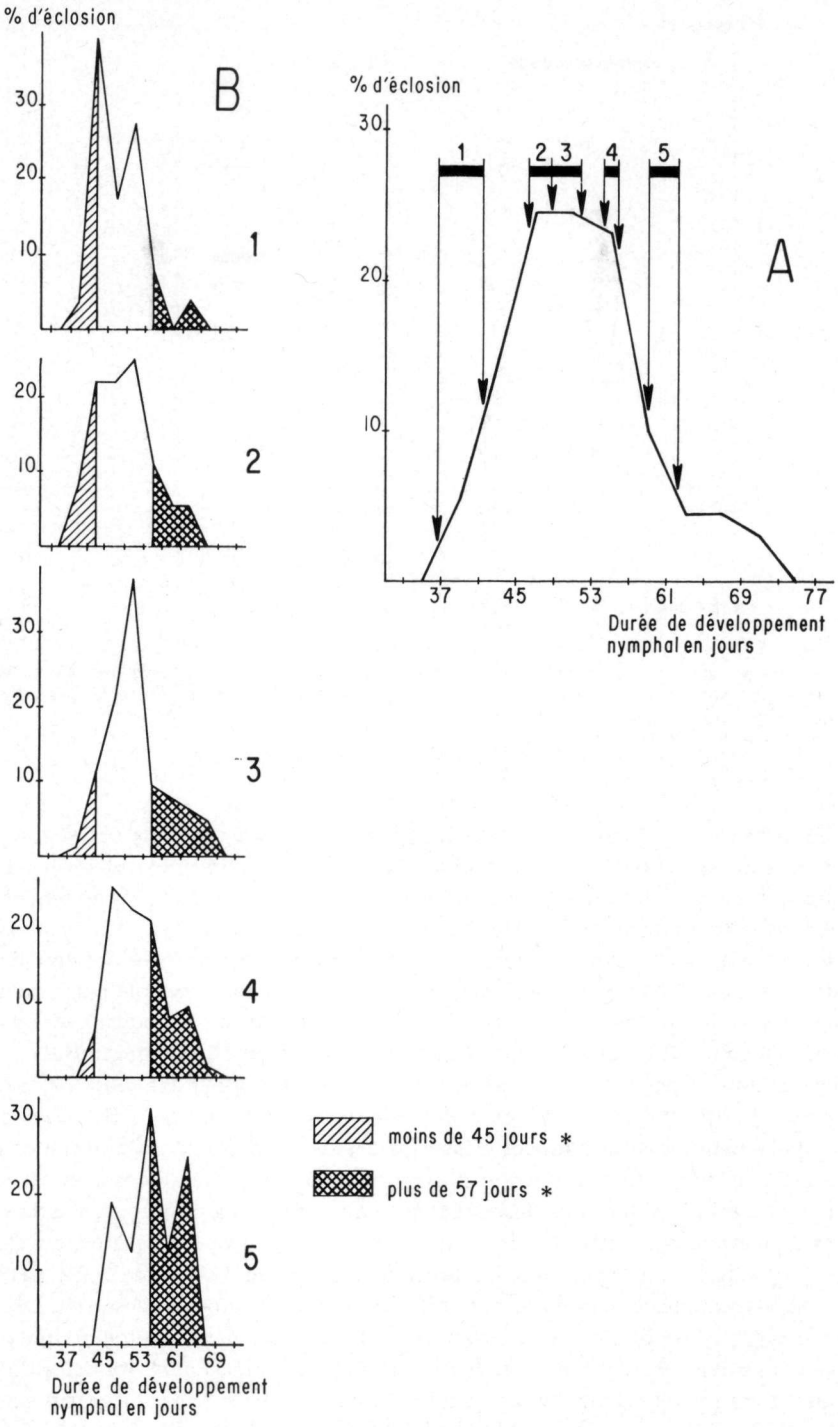



FIG. 10. — *Chez* M. brassicae, *différences de manifestation du caractère diapause dans les progénitures d'insectes pris dans* 5 *zones différentes* (B) *de la structure d'une même population* (A).

* Les trames différentes en dessous de 45 jours et au-dessus de 57 jours, limites arbitrairement choisies, ont pour but de visualiser les différences existant entre répartitions.

On peut donc en conclure que l'évolution vers l'allongement constitue un phénomène réel.

Par ailleurs, les 2 lignées (R, L) isolées ont été exposées à la même température de 25 °C sous 2 durées d'éclairement autres que 18 heures (12 heures et 15 heures). A 12 heures, quelle que soit la lignée, une diapause hivernale est induite chez tous les individus. A 15 heures, nous observons que la plupart des individus de la lignée R ont un développement nymphal normal (98 p. 100), les quelques autres ayant une diapause estivale ; ce résultat est proche de celui obtenu pour des souches d'insectes non sélectionnés. En revanche la lignée L présente, dans ces conditions, 3 catégories d'insectes : sans diapause nymphale (12 p. 100), à diapause estivale (54 p. 100), à diapause hivernale (34 p. 100). Ces chiffres sont issus du cumul de 2 expériences dont les données se sont montrées identiques. D'après ces résultats, l'éventualité de l'existence d'une liaison plus ou moins étroite au niveau de la programmation des 2 types de diapause (estivale et hivernale) n'est pas à exclure.

D. — *Variation de la structure entre populations d'origines géographiques différentes*

1. *M. oleracea.*

Une comparaison assez systématique a été faite entre les populations originaires de Rennes (48° de latitude) et d'Avignon (entre 44° et 45° de latitude). Des insectes appartenant à l'une et à l'autre ont été exposés à 11 durées d'éclairement différentes aux températures respectives de 25 °C et 20 °C. Seuls les résultats les plus importants sont indiqués figures 11 et 12 ; ils concernent 5 des rythmes photopériodiques journaliers utilisés. Pour 3 d'entre eux (LD 18 : 6, 16 : 8, 15,5 : 8,5) des insectes avec diapause nymphale estivale apparaissent aux 2 températures pour la population d'Avignon ; seuls quelques individus de la population de Rennes présentent ce caractère uniquement à 25 °C, 18 : 6 et 16 : 8, et la diapause estivale alors induite est relativement courte (fig. 11).

A 25 °C et 20 °C sous 18 heures de durée d'éclairement, il nous a été possible de comparer (fig. 13) la structure des 2 populations précédentes à celle originaire de la Corse (plaine orientale, latitude 42° N). A 25 °C, respectivement pour les populations de Rennes, d'Avignon et de Corse, 8,5 p. 100, 50 p. 100, 39,6 p. 100 des insectes présentent une diapause estivale. Les résultats correspondants obtenus à 20 °C sont 0 p. 100, 30 p. 100, 44,5 p. 100. Outre la manifestation à 20 °C d'une diapause estivale chez un plus grand nombre d'insectes, la population Corse se distingue, notamment de la population d'Avignon, de laquelle elle se rapproche le plus, par la présence à 25 °C et 20 °C d'une diapause estivale plus longue chez une partie des individus qui la composent.

Par ailleurs ces 3 populations se différencient par d'autres critères de développement. Nous constatons (fig. 14) qu'à 25° et 20°, 18 : 6, les individus appartenant à la population de Rennes tendent à réaliser leur développement larvaire plus rapidement que ceux des populations d'Avignon et de Corse. Cette observation corrobore celles faites lors de la comparaison de la structure de plusieurs familles de *M. oleracea* et *M. brassicae*. Une durée courte du développement larvaire caractérisait les familles peu diapausantes et inversement.

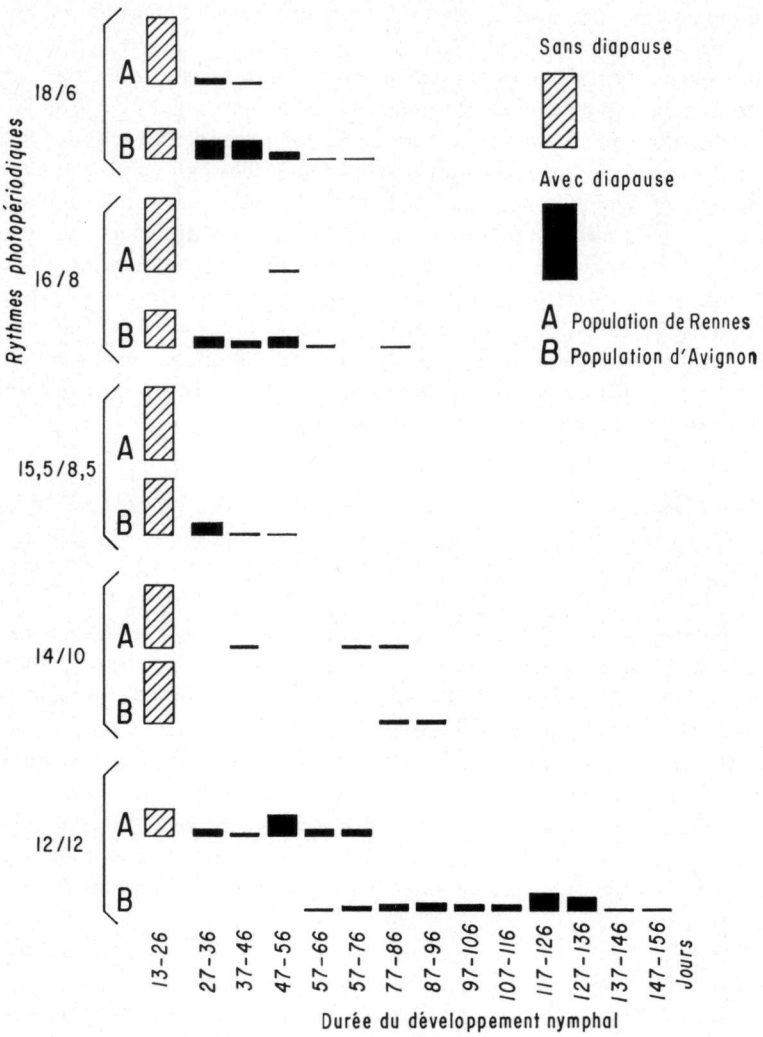



FIG. 11. — *Caractéristiques du développement nymphal pour les populations de Rennes* (A) *et d'Avignon* (B) *de* M. oleracea *placées sous différentes durées d'éclairement à* 25 °C.

Plus généralement des résultats identiques ont été obtenus entre populations de Rennes et d'Avignon pour les températures de 18 °C et 15 °C.

*Remarque.*

Au sujet de ces comparaisons de populations de diverses provenances géographiques quelques observations ont pu être faites au sujet de la diapause hivernale. L'ensemble des résultats obtenus (11 durées d'éclairement à 25 °C et 21 °C) ne permet pas de constater entre populations de Rennes et d'Avignon de différences au niveau du seuil photopériodique d'induction. Par contre, l'examen des figures 11 et 12 permet

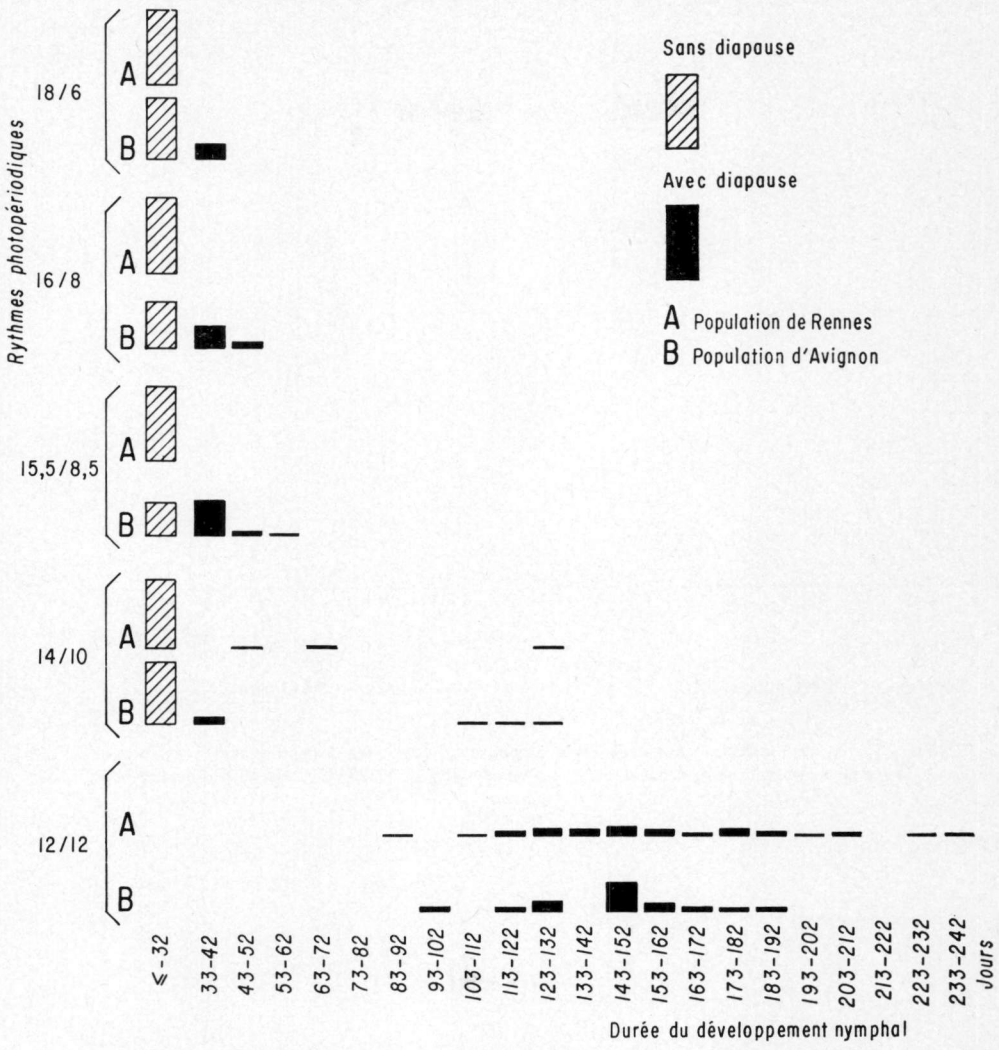



FIG. 12. — *Caractéristiques du développement nymphal pour les populations de Rennes* (A) *et d'Avignon* (B) *de* M. oleracea *placées sous différentes durées d'éclairement à* 20 °C.

de voir qu'à 25 °C et 12 heures d'éclairement la diapause hivernale est induite chez tous les individus de la population d'Avignon et chez une partie seulement de la population de Rennes et, dans ce cas, il s'agit d'une diapause hivernale de relativement courte durée. A 20 °C et même durée d'éclairement, les individus appartenant aux 2 populations ont une diapause hivernale de durée sensiblement égale.

2. *M. brassicae.*

Six populations d'origine géographique différente (régions d'Avignon, de Basse Ardèche, des Charentes, de Rennes, de Savoie, de Zurich) ont été exposées, au cours

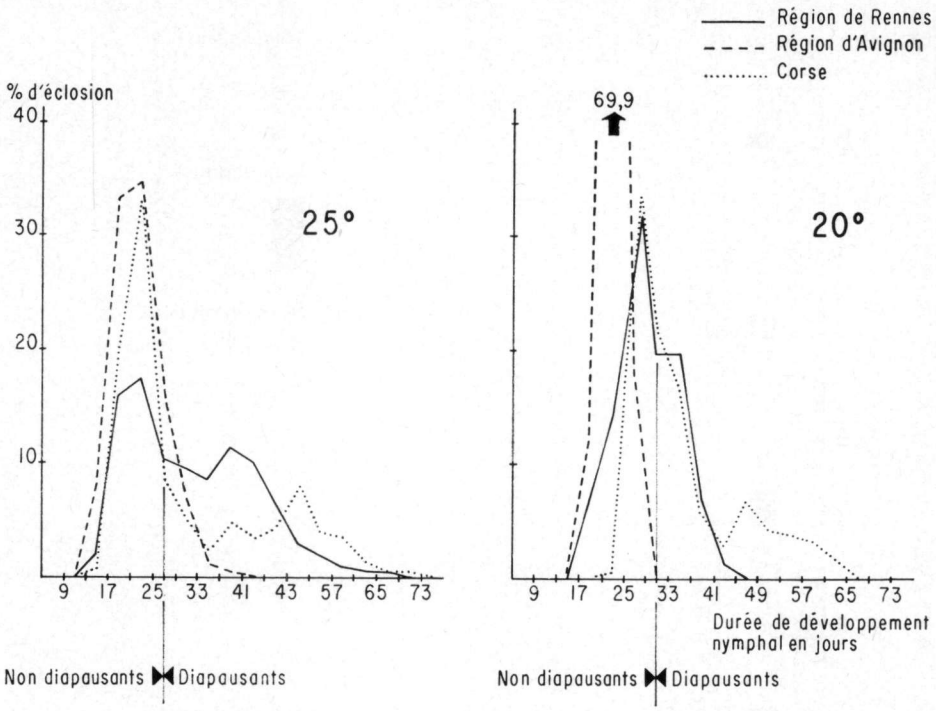



FIG. 13. — *Manifestation comparée de la diapause estivale chez 3 populations de* M. oleracea *(Rennes, Avignon, Corse) placées à 2 températures (25 °C et 20 °C) sous 18 h d'éclairement.*

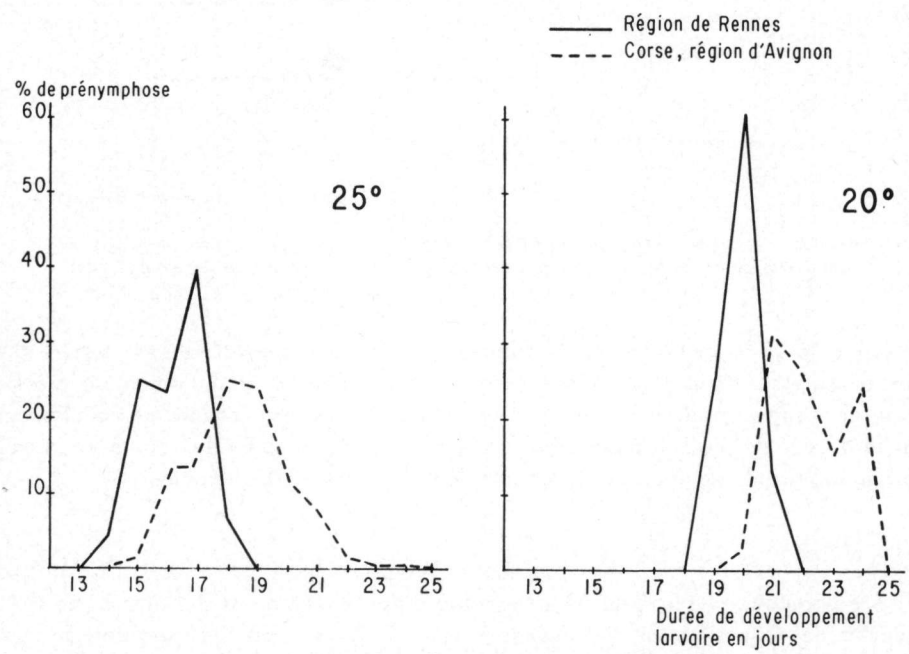



FIG. 14. — *Comparaison de la durée du développement larvaire entre populations de Rennes, d'Avignon et de Corse placées à 2 températures (25 °C et 20 °C sous 18 h d'éclairement).*

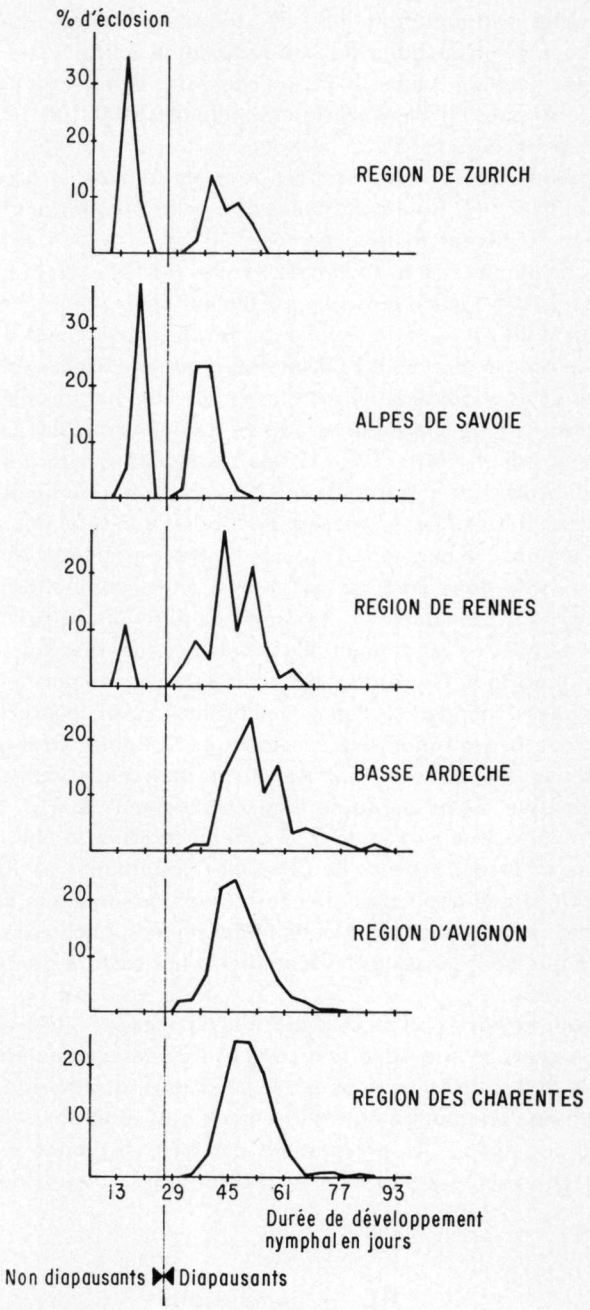



FIG. 15. — *Variabilité de la fréquence de manifestation de l'état de diapause nymphale estivale entre populations de* M. brassicae *de différentes origines géographiques, exposées à* 25 °C *et à une durée d'éclairement de* 18 h.

de leur 1re génération d'élevage, à 25 °C et 18 heures d'éclairement. Dans ces conditions très favorables à la manifestation de la diapause estivale, des variations interpopulations apparaissent du point de vue répartition entre insectes manifestant ou ne manifestant pas l'état de diapause. La 1re catégorie d'individus représente, respectivement selon l'ordre des différentes origines indiquées, 100, 100, 100, 89, 57, 38 p. 100 de chaque population (figure 15).

Les 3 premières populations, récoltées à faible altitude et à une latitude située entre le 44e N. et le 45e N., sont constituées d'insectes manifestant tous une diapause estivale de durée relativement longue.

Les insectes originaires de la région de Rennes (48° N et en plaine) n'ont pas tous une diapause (11 p. 100 d'entre eux n'en présentent pas).

Les individus dont est issue la souche de Savoie proviennent d'une zone proche du 45e N., mais ils ont été récoltés à 1 000 mètres d'altitude. Ceci explique que 43 p. 100 des insectes dans cette population ne manifestent pas de diapause estivale.

Enfin, *M. brassicae* de provenance Suisse, des environs de Zurich (400 mètres d'altitude, au-dessus du 47° N), à 62 p. 100 de ses individus sans diapause.

A 25 °C, les insectes originaires de Rennes, de Savoie ou de Suisse ont un développement larvaire plus rapide (en moyenne 15 jours) que celui des insectes provenant des trois autres régions (en moyenne 17 jours). Cette constatation est analogue à celle que nous avions faite, dans diverses conditions, entre populations d'Avignon et de Rennes de *M. oleracea*. L'examen de ces 3 mêmes populations permet de remarquer que la diapause manifestée est d'autant plus courte que les insectes sans diapause sont en nombre plus important. Ce résultat est assimilable à une partie de ceux présentés au chapitre précédent, montrant les effets de la sélection sur la structure de la population de *M. brassicae*. Il avait alors été constaté que la lignée dans laquelle apparaissaient des insectes sans diapause nymphale estivale était celle comprenant des individus dont la durée de cette même diapause était relativement courte. Les structures des populations de *M. brassicae* en G 4, G 5, G 6 de la sélection d'une lignée à diapause estivale courte se montrent proches de celles des populations de Rennes, de Savoie, de Zurich. A partir d'une population de composition génotypique donnée, il est donc dans une certaine mesure possible d'obtenir des lignées de composition génotypique différente et telle que nous puissions les identifier à la structure génétique de certaines populations naturelles.

En conclusion, la variation structurale d'hétérogénéité vis-à-vis de la diapause estivale, que l'on rencontre lorsque l'on compare diverses populations naturelles de *M. oleracea* ou de *M. brassicae*, montre que le caractère considéré joue un rôle appréciable sur le plan de l'adaptation de ces 2 espèces aux conditions climatiques locales. Au niveau de la population, les potentialités d'entrée en diapause estivale sont plus ou moins importantes selon les caractéristiques des étés (chauds ou frais) de la zone d'origine.

## III. — Conclusions

La variabilité de manifestation de la diapause estivale est examinée à 25 °C et 18 heures d'éclairement (conditions favorables à l'induction) dans les populations de basse vallée du Rhône de *M. oleracea* et de *M. brassicae*, ainsi que dans plusieurs

populations (originaires de régions différentes) des 2 espèces. Ce travail a consisté non seulement à établir la structure des populations (proportion d'insectes diapausants et durée de la diapause) issues de catégories d'insectes caractérisés par leur sexe, leur origine parentale ou géographique, mais aussi à voir dans quelle mesure il était possible de modifier la structure de populations naturelles en intervenant par sélection.

Si dans les populations de basse vallée du Rhône de *M. oleracea*, en moyenne 50 p. 100 des chrysalides ont une diapause, il est montré qu'en fait la durée et la proportion des individus chez lesquels elle se manifeste est très variable entre familles d'insectes constituées par les descendances de couples différents. Chez cette même espèce, de façon significative, la diapause est plus fréquente chez les mâles que chez les femelles. Dans les conditions naturelles, cette situation est logiquement plus avantageuse pour l'espèce que son inverse. Un sex-ratio en faveur des mâles au moment de l'éclosion très étalée des chrysalides en diapause peut intervenir pour permettre l'accouplement de toutes les femelles au sein des populations naturelles qui sont alors peu denses.

Chez *M. brassicae*, toutes les chrysalides ont une diapause. Les différences interfamilles en conséquence ont uniquement trait à la durée.

La variabilité observée chez l'une et l'autre des espèces a servi de base à la sélection, dans les mêmes conditions (25 °C, 18 heures d'éclairement), de lignées avec et sans diapause chez *M. oleracea*, à diapause plus ou moins longue chez *M. brassicae*. Le 1er des résultats escomptés a été obtenu au bout de 6 générations. Dans des conditions moins satisfaisantes, nous avons pu différencier dès la seconde génération et sans beaucoup d'évolution au cours des générations qui suivirent (jusqu'à la cinquième) 2 lignées de *M. brassicae* dont les insectes manifestent une diapause qui, en moyenne, est de durée différente. Nous avons constaté dans ce cas que des individus sans diapause apparaissaient parmi les descendants de la lignée à diapause courte.

L'examen de populations originaires de régions géographiques différentes a été fait à 25 °C 18 heures d'éclairement pour les 2 espèces : régions de Rennes, d'Avignon, de Corse pour *M. oleracea* ; régions de Rennes, d'Avignon, d'Ardèche, des Charentes, de Zurich pour *M. brassicae*. Il montre chez les 2 espèces l'existence de différences structurales (fréquence et durée de la diapause estivale). En général, les populations originaires de régions à climat chaud et sec durant l'été possèdent un potentiel « diapause estivale » plus important que celles dont la région d'origine a un climat estival frais et humide. Il est possible de donner une explication au sujet de l'avantage adaptatif des insectes manifestant une diapause estivale. D'après les observations préliminaires faites sur *M. brassicae*, ce caractère doit permettre d'éviter à une partie de l'espèce les effets néfastes des températures estivales trop élevées intervenant directement, ou indirectement par l'intermédiaire du végétal, principalement sur le développement des premiers stades larvaires de la seconde génération. Toutefois la pression sélective à ce niveau ne peut conduire à la création de biotypes, la diapause hivernale manifestée chez tous les individus regroupant à chaque printemps le pool génétique de l'espèce (Poitout et Bues, 1976).

Chez les 2 espèces, les résultats obtenus lors des études de variabilité (entre familles, entre populations) ou lorsque l'on a fait intervenir la sélection, font constamment apparaître l'existence d'une relation positive entre la durée moyenne du développement larvaire et les potentialités diapausigènes respectives (fréquence du carac-

tère, durée de la diapause) des insectes. C'est un phénomène dont l'existence a été indiquée chez d'autres insectes (Arbuthnott, 1944 ; Grison et Le Berre, 1954). Le développement global se trouve d'autant plus lent que les tendances à la diapause, chez les insectes considérés, sont élevées. Peut-être faut-il voir ici l'extériorisation de relations physiologiques profondes existant entre la diapause et l'ensemble du développement morphogène comme le présument d'autres auteurs (Cayrol, Jourdheuil et Missonnier, 1963).

Bien que différents résultats obtenus en expérimentant avec *M. brassicae* montrent qu'il existe une variation discontinue entre phénotypes non diapausant et diapausant, l'analyse de résultats ultérieurement acquis et encore non publiés permet de dire que le déterminisme génétique de la diapause est complexe et de type polygénique. La durée du développement nymphal serait de façon générale dépendante du rapport entre quantité de gènes déterminant un développement de type lent et quantité de gènes déterminant un développement de type rapide. Par ailleurs, les données obtenues à partir des lignées sélectionnées de *M. brassicae* (à diapause estivale plus ou moins longue) laissent supposer l'existence d'une liaison au niveau de la programmation des 2 types de diapause nymphale (estivale et hivernale).

En considérant uniquement le caractère diapause estivale, la synthèse des résultats obtenus sur *M. brassicae* d'une part lors de la sélection des lignées, d'autre part au cours de la distinction des populations de différentes origines géographiques, indique que, fondamentalement, les constitutions géniques des populations naturelles différenciées sont peu éloignées les unes des autres. Les modifications de fréquences sont suffisantes pour expliquer les résultats obtenus. Par sélection il est ainsi possible d'obtenir, à partir de la population d'Avignon dans les conditions où elle est 100 p. 100 diapausante, une lignée dont une certaine proportion d'insectes sont sans diapause et dont la structure est très comparable à la population de Savoie.

La variabilité de structure inter-population montre que chez *M. oleracea* et *M. brassicae*, espèces sédentaires, le caractère diapause estivale est un excellent critère pour montrer que des populations originaires de régions aux climats différents sont génétiquement distinctes. Il est en outre possible de déduire, que ce caractère, de manifestation peu intense, joue malgré tout un rôle appréciable sur le plan de l'adaptation de ces 2 espèces aux caractéristiques climatiques des différents milieux où elles vivent.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Summary

*Some genetical aspects of the heterogeneity in the summer diapause manifestation among the european populations of two Lepidoptera* Noctuidae Hadeninae (Mamestra oleracea *L.* and Mamestra brassicae *L.*).

The variability of manifestation of the summer diapause character is studied in the local natural populations (Rhône's low valley) of *M. oleracea* and *M. brassicae*. Some differences arise between insect families (each one coming from a couple) in the 2 species ; between individuals of different sexes only in *M. oleracea*. The possibility of selection, showed through the variability study, are worked out : we obtain through 6 generations a differenciation of strains with and without diapause in *M. oleracea* and the formation of strains with a more or less strong diapause in *M. brassicae*.

The structures of populations coming from different geographical origins are furthermore compared for each one of the species : 3 populations for *M. oleracea* (Avignon, Oriental plain of Corsica, Rennes) ; 6 populations for *M. brassicae* (Low Ardèche, Avignon, Charente, Rennes, Savoy, Zürich).

The results, on the whole, demonstrate that the presence and the duration of the summer diapause are hereditary characters.

The variation of diapause manifestation observed between populations of the two species from different geographical origin may be interpreted by only intervention of modifications in the genic frequency. As a result, this character, rather labile, of a feeble expression, plays an appreciable part in the adaptation of these two sedentary species to their environment.

## Références bibliographiques

ARBUTHNOTT K. D., 1944. Strains of the european Corn Borer in the United States. *Tech. Bull., U. S. Dept. agr.*, 869.

BARRY B. D., ADKISSON P. L., 1966. Certain aspects of the genetics factors involved in the control of the larval diapause of the pink bollworm. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **59,** 122-125.

CAYROL R., JOURDHEUIL P., MISSONNIER J., 1963. Mise en évidence d'un état de « diapause anticipée » chez certains insectes. *C. R. Acad. Sci.*, **256,** 1850-1852.

ENGLEBERT D. C., BELL A. E., 1970. Selection for time of pupation in *Tribolium castaneum*. *Genetics*, **64,** 541-552.

GRISON P., LE BERRE J. R., 1954. Variabilité de la durée des périodes d'entrée en diapause chez le Doryphore. *C. R. Acad. Sci.*, **238,** 2195

ISMAIL S., FUZEAU-BRAESCH S., 1972. Analyse du déterminisme de la diapause larvaire de *Gryllus campestris* (Orthoptères) : suppression de la diapause par sélection génétique. *C. R. Acad. Sci.*, Série D, **275,** 1007-1009.

LE BERRE J. R., 1953. Contribution à l'étude biologique du Criquet migrateur des Landes (*Locusta migratoria gallica* Rem). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **87,** 227-273.

POITOUT S., 1969. La consanguinité chez les Lépidoptères *Noctuidae* ; mise en évidence de son importance dans la conduite d'élevages en conditions artificielles. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2,** 79-91.

POITOUT S., BUES R., 1970. Elevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **1,** 245-264.

POITOUT S., BUES R., 1973. Mise en évidence d'une diapause nymphale de type « estival » dans des populations européennes de 2 Lépidoptères *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.). Facteurs d'induction et aperçu sur la variabilité inter-populations de ce caractère. *C. R. Acad. Sci.*, Série D, **276,** 3367-3370.

POITOUT S., BUES R., 1974. Elevage de chenilles de 28 espèces de Lépidoptères *Noctuidae* et de 2 espèces d'*Arctiidae* sur milieu artificiel simple. Particularités de l'élevage selon les espèces. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6,** 431-441.

POITOUT S., BUES R., 1976. L'incidence des migrations d'adultes sur le degré et sur la variabilité structurale de l'hétérogénéité génétique dans les populations naturelles de Lépidoptères *Noctuidae*. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **8,** 69-81.

POITOUT S., BUES R., 1977. Caractéristiques du développement de *Mamestra oleracea* L. (*Noctuidae, Hadeninae*) en fonction des conditions (température, temps d'éclairement) d'exposition des chenilles. Mise en évidence d'une diapause de type « estival » dans la population de la basse vallée du Rhône. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9,** 211-223.

POITOUT S., BUES R., 1977. Etudes comparées des diapauses nymphales estivales dans les populations de basse vallée du Rhône de 2 *Noctuidae Hadeninae*) (*Mamestra brassicae* L., *Mamestra oleracea* L.). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9,** 225-234.

SANG J. H., CLAYTON G. A., 1957. Selection for larval development time in *Drosophila J. Hered.*, **48,** 265-270.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 261-272.

# Identification des races biologiques du nématode à kystes des céréales, *Heterodera avenae* Woll., en France

R. RIVOAL

avec la collaboration technique de Marie-Claire BRIAND, Marie-Annick COLIN, et Paulette PENARD

*Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, I.N.R.A. - E.N.S.A.*
*Centre de Recherches de Rennes, 65, rue de Saint-Brieuc 35042 Rennes Cedex*

## Résumé

De 1971 à 1974, 24 populations d'*H. avenae* en provenance de France, de Belgique et de Suisse ont été testées à l'égard d'une gamme restreinte de plantes discriminantes : 4 types de populations désignés par les sigles Fr 1, Fr 2, Fr 3 et Fr 4 ont été caractérisés. En 1975, ces types ont été confrontés à une gamme élargie de variétés et espèces végétales comprenant celles préconisées par le test international et plusieurs autres couramment cultivées en France. Cette étude a été réalisée en utilisant une méthode qui maîtrise les variations de structure et d'infestation du sol et qui améliore la précision du dénombrement des nématodes nouvellement formés. Ces 4 races sont effectivement des entités physiologiques distinctes. Leur étude doit être approfondie en utilisant d'autres critères de différenciation, tels que la morphologie, la biologie et la génétique.

Caractérisées par leur aptitude à se multiplier différemment sur plusieurs variétés de céréales, les premières races biologiques d'*Heterodera avenae* ont été identifiées au Danemark (Andersen, 1959). Ultérieurement, d'autres ont été mises en évidence en Hollande (Kort *et al.*, 1964) puis en Grande-Bretagne (Cotten, 1967 ; Cook et Williams, 1972), en Allemagne (Lücke, 1969), en Australie (Brown, 1969) et en Inde (Gill et Swarup, 1971).

Plus de 10 races sont actuellement recensées (Jones, 1972 ; Mathur *et al.*, 1974 ; Brown, 1974). On peut se demander si toutes correspondent à des entités physiologiques différentes ou si certaines ne sont pas seulement l'effet d'imprécisions dans les méthodes de caractérisation, bien que depuis 1970 on ait tenté de standardiser ces dernières en utilisant une gamme identique de plantes discriminantes, diffusée par Nielsen (1974).

En France, où le nématode est présent et cause des dégâts importants dans les grandes zones de culture céréalière (Ritter, 1970 ; Rivoal, 1973), la 1re tentative de caractérisation des races a été faite sur une population méridionale (Sosa Moss, 1966). Celle-ci, désignée par le sigle Fr 1, se différenciait nettement de la plupart des

autres races identifiées à cette époque, en se multipliant bien sur l'orge *Hordeum pallidum* n° 191, mais peu sur l'avoine Sun II.

Les études entreprises à Rennes de 1971 à 1975, ont consisté à comparer entre elles 24 populations d'origine française, belge et suisse à l'aide d'une gamme réduite de variétés discriminantes. Cela a permis de mettre en évidence l'existence de 4 races appelées Fr 1, Fr 2, Fr 3 et Fr 4, dont nous avons entrepris l'examen approfondi à l'aide d'une méthode de caractérisation plus élaborée.

Cette publication rend compte des résultats obtenus en ce qui concerne tant l'identification des races biologiques d'*H. avenae* et leur distribution, que les ajustements apportés à la technique de discrimination proposée précédemment.

## I. — Matériel et méthodes

Les études de caractérisation ont été réalisées à l'aide de 2 méthodes basées sur le même principe qui consiste à différencier les races physiologiques selon leur développement sur diverses plantes discriminantes.

Au cours de la phase préliminaire, nous avons procédé de la même manière que nos collègues étrangers, en cultivant les végétaux dans des échantillons de sol, naturellement infesté par les différentes populations, placés dans des bouteilles en matière plastique, sans fond, enterrées par le goulot qui est obturé par une capsule perforée. Les femelles blanches sont dénombrées 12 à 14 semaines après le semis.

Lors de l'examen approfondi des races, nous avons adopté une méthode standardisée qui maîtrise plus particulièrement l'hétérogénéité de structure et d'infestation des sols : les céréales sont cultivées, comme précédemment, dans des bouteilles, remplies du même mélange terreux, désinfecté à la chaleur puis infesté, pour chaque race, par un nombre donné de kystes, qui sont enfermés dans des nouets de nylon, aux mailles de 250 microns. La multiplication du parasite sur les différentes plantes est estimée à la fin de son cycle de développement, lorsque les femelles blanches sont devenues des kystes.

L'extraction de ces individus se fait par élutriation et centrifugation. Le contenu de chaque bouteille, terre et racines, est passé dans un séparateur à courant d'eau (Kort, 1960) à la sortie duquel est placé un tamis de 250 microns qui recueille à la fois les femelles détachées lors du lavage et celles qui sont libérées par un broyage ultérieur du système racinaire dans un appareil ménager. Ensuite, le refus du tamis est soumis à 3 centrifugations successives (Coolen et d'Herde, 1972) ; la 1re est faite dans l'eau pure pour éliminer les déchets organiques, les 2 suivantes le sont en solution de saccharose de densité 1,18 pour la récupération des femelles blanches, de densité 1,23 pour celle des kystes. Les comptages sont réalisés dans une coupelle striée, à l'aide d'un microscope stéréoscopique.

Comme l'indique Brown (1969), aucune publication antérieure n'a donné de véritable règle pour la différenciation physiologique des races d'*H. avenae* vis-à-vis desquelles les variétés sont soit « hôtes » lorsque la multiplication du parasite est forte soit « hôtes médiocres » quand le nombre de descendants est faible. Généralement, on utilise le critère établi à Copenhague en 1968 par plusieurs chercheurs européens, selon lequel, toute variété « hôte médiocre » ou « résistante au développement des parasites » est celle qui porte un nombre de femelles blanches ou de kystes inférieur à

5 p. 100 de l'effectif recensé sur une variété « hôte » prise en témoin. Au cours de l'examen approfondi des races, le dénombrement des nématodes à la fin de leur cycle de développement nous a permis d'établir un autre critère : il s'agit du taux de multiplication qui traduit le rapport du nombre de kystes ou de larves infectieuses néoformés à celui des effectifs contenus dans l'inoculum.

Nous préciserons ci-après les conditions techniques particulières de ces 2 séries d'études.

### 1. — *Caractérisation préliminaire des races*

Les 24 populations d'*H. avenae* testées de 1971 à 1974 proviennent de Belgique, de Suisse (1) et des régions françaises suivantes : Bretagne, Picardie, Région parisienne, Centre, Basse-Normandie, Poitou, Charentes, Limousin, Midi-Pyrénées, Champagne (fig. 1). Dans chaque région on a cherché à étudier les nématodes présents dans plusieurs foyers distants d'au moins 50 kilomètres l'un de l'autre.

Pour des raisons d'ordre matériel, les populations ont été confrontées à un nombre, volontairement réduit, de plantes discriminantes (tabl. 1). La plupart des tests ont été réalisés à l'extérieur de la fin mars à début juillet ; les autres en serre chauffée à 18° et pourvue d'un éclairage de 16 heures : ils concernent plus particulièrement les populations d'Argentan, de la Certine, de Vivonne et de la Bastide d'Anjou, étudiées de décembre 1971 à avril 1972.

Le sol infesté, prélevé en septembre après une culture de céréales, est passé au tamis à mailles d'1 centimètre, puis placé dans les bouteilles en matière plastique. Dans chaque récipient, les semis sont réalisés à raison de 1 caryopse germé en 1971-1972, de 2 ultérieurement. Il y a 4 répétitions par variété. En serre et à l'extérieur, on a cherché à favoriser l'éclosion et la pénétration du parasite en entretenant une humidité convenable du sol. Une fertilisation azotée, correspondant à 50 unités par hectare, est fournie sous forme liquide au moment du tallage.

### 2. — *Caractérisation approfondie des races*

Elle a été réalisée au cours de 2 expérimentations. La 1re, en 1974, visait à comparer, en serre et à l'extérieur, le développement des races Fr 1 et Fr 2 sur différentes variétés de céréales d'hiver et de printemps. En serre, toutes les plantes testées ont été semées en même temps, à la fin du mois de novembre (tabl. 2). A l'extérieur, les variétés d'hiver ont été semées au début du mois de décembre, celles de printemps, au cours de la 1re semaine du mois d'avril suivant.

La seconde expérimentation réalisée, en 1975, à l'extérieur, a eu pout but de tester les 4 races vis-à-vis des 25 variétés discriminantes du test international (Nielsen, 1974), auxquelles ont été ajoutées 6 autres couramment cultivées en France (tabl. 3). L'infestation a été réalisée à la mi-novembre 1974, le semis des variétés d'hiver en fin novembre et celui des variétés de printemps en mars 1975.

Pour les 2 expérimentations, le taux d'infestation était d'environ 5 larves par centimètre cube de sol, apportées dans chaque bouteille par un nombre suffisant de kystes, 20 à 60 selon les cas.

(1) Ces populations nous ont été transmises par MM. Clamot, Station d'Amélioration des Plantes de Gembloux (B) et Vallotton, Station de Recherches Agronomiques de Lausanne (CH).

## TABLEAU 1

*Caractérisation préliminaire des races d'*Heterodera avenae *: développement de 24 populations du parasite sur une gamme restreinte de plantes discriminantes* (1)

| Races | Fr 1 | | | Fr 2 | | | Fr 3 | | | | | | | | Fr 4 | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Origine des populations (2) | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 |
| *Avoine* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Sun II | 0 | 0,25 | | 0 | 0 | 0,7 | | 29 | 69 | 50 | 43 | 21 | 52 | 6 | 22 | 32 | 54 | 86 | 92 | 6 | 38 | 60 | 73 | 39 |
| Noire de Moyencourt | | | | 1 | 0,8 | | 0 | | 114 | 95 | 228 | 68 | 300 | 46 | 170 | 177 | 77 | 121 | 149 | 12 | 100 | 28 | 210 | 75 |
| *Orge* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Emir | 50 | 24 | 92 | 131 | 26 | 100 | 54 | 45 | 103 | 50 | 187 | 86 | 200 | 200 | 54 | 250 | 113 | 178 | 193 | 43 | 80 | 100 | 148 | 100 |
| Siri | 19 | 10 | 45 | 4 | 2 | 1 | 5 | 0 | 0,25 | 0 | 0 | 0 | 3 | 8 | 0,25 | 2 | 0 | 4 | 0 | 1 | 6 | 3 | 0 | 0,25 |
| Drost 4 | 2 | 0,25 | 0,25 | 1 | 19 | 100 | 63 | 0 | 9 | 3 | 0,25 | 0,25 | 3 | 6 | 0 | 101 | 222 | 164 | 205 | 9 | 120 | 31 | 147 | 70 |
| *Blé* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Capa | | | | 27 | | | | | | | 172 | 160 | 100 | 150 | 151 | | 23 | 93 | 39 | 41 | 80 | 70 | 86 | 56 |
| 63/1.7.15.12 | 8 (0-34) | 0 | | 0 | 0 | 0,25 | | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,5 | 0,25 | 0,5 | 0,5 |
| *Seigle* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Petkus | 17 | 48 | | 10 | 26 | 50 | | 50 | 42 | 50 | 60 | 41 | 63 | 90 | 15 | 174 | 91 | 17 | 36 | 43 | 60 | 3 | 37 | 70 |
| South australian | 2 | 0 | | 5 | 6 | 1 | | 1 | 11 | 13 | 18 | 15 | 49 | 16 | 14 | 75 | 3 | 11 | 22 | 7 | 7 | 2 | 38 | 6 |

(1) Nombres moyens de femelles blanches sur 1 ou 2 plantes (se référer au texte).
(2) Voir figure n° 1.

TABLEAU 2

*Caractérisation approfondie des races* d'Heterodera avenae : *développement des types* Fr1 *et* Fr2 *sur différentes variétés de céréales cultivées en serre ou à l'extérieur*

| Races | | Fr 1 (Villasavary) | | | | | | Fr 2 (Vivonne) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Conditions du test | | Serre | | | Extérieur | | | Serre | | | Extérieur | | |
| | | (1) | (2) | (3) | (1) | (2) | (3) | (1) | (2) | (3) | (1) | (2) | (3) |
| *Orge* | | | | | | | | | | | | | |
| *Printemps* | Emir ..... | 152 | (44-300) | 7,6 | 346 | (181-459) | 17,3 | 395 | (290-515) | 19,8 | 606 | (422-859) | 30,3 |
| *Avoine* | | | | | | | | | | | | | |
| *Hiver* | Peniarth ..... | 19 | (3-37) | 0,9 | 63 | (39-91) | 3,2 | 237 | (131-447) | 11,9 | 494 | (265-651) | 24,7 |
| | Prieuré ..... | 3 | (1-6) | 0,2 | 22 | (7-30) | 1,1 | 72 | (27-123) | 3,6 | 631 | (442-913) | 31,6 |
| *Printemps* | Sun II..... | 2 | (0-4) | 0,1 | 7 | (4-9) | 0,4 | 0 | | 0,0 | 19 | (7-25) | 0,9 |
| | Noire de Moyencourt.. | 3 | (0-6) | 0,2 | 6 | (1-16) | 0,3 | 6 | (0-17) | 0,3 | 37 | (20-49) | 1,9 |
| *Blé* | | | | | | | | | | | | | |
| *Hiver* | Hardi ..... | 63 | (1-104) | 3,2 | 573 | (23-983) | 28,7 | 431 | (150-674) | 21,6 | 492 | (236-873) | 24,6 |

(1) Nombres moyens de kystes pleins sur 2 plantes ; (2) Nombres extrêmes observés entre les 4 répétitions ; (3) Taux moyen de multiplication.

## II. — Résultats.

### 1. — *Caractérisation préliminaire des races*

Comme on peut le constater sur le tableau 1, 2 groupes de populations d'*H. avenae* sont différenciés : les unes se multiplient peu sur les avoines de printemps, les autres s'y développent fort bien. Mais, selon le développement des populations sur les orges *Siri* et *Drost* 4, une subdivision peut être faite dans ces 2 groupes ; elle conduit à la caractérisation de 4 types désignés par les sigles Fr 1, Fr 2, Fr 3 et Fr 4. Les populations en provenance de Belgique et de Suisse sont respectivement du type Fr 3 et Fr 4 (fig. 1).

Pour toutes les populations, l'orge *Emir* et le blé *Capa* quand il est utilisé, se sont révélés d'excellents hôtes et ont permis de contrôler efficacement l'activité du parasite et la bonne marche des expérimentations. Les seigles *Petkus* et *South australian* ont été des hôtes de qualité inconstante, peut-être en raison de leur caractère allogamme. Enfin, la lignée de blé 63/1.7.15.12 s'est opposée à la multiplication de toutes les populations testées, l'effectif de la Bastide d'Anjou (1) étant dû à une fixation insuffisante du matériel végétal.

Parmi les plantes discriminantes, il s'avère que lorsque les avoines sont « hôtes », Noire de Moyencourt multiplie mieux le parasite que *Sun II* ; à l'exception de 2 cas inexpliqués, les effectifs moyens de femelles blanches dénombrées varient en effet de 46 à 300 pour la 1re variété, contre 6 à 92 pour la 2e. Quand la reproduction du parasite y est faible, on ne trouve jamais plus d'un individu. Chez les orges, *Drost* 4

TABLEAU 3

*Caractérisation approfondie des races d'*Heterodera avenae *:*
*développement des 4 races sur la gamme élargie de variétés discriminantes du test international*

| Type de population Localité | Fr 1 (Villasavary) | | | Fr 2 (Vivonne) | | | Fr 3 (Argentan) | | | Fr 4 (Nuisement) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | (1) | (2) | (3) | (1) | (2) | (3) | (1) | (2) | (3) | (1) | (2) | (3) |
| *Orge* | | | | | | | | | | | | |
| Varde | 646 | (376-1 083) | 32,3 | 971 | (441-1 348) | 32,4 | 628 | (401-787) | 10,5 | 342 | (127-528) | 11,4 |
| Emir | 444 | (320-618) | 22,2 | 865 | (336-1 262) | 28,9 | 406 | (346-545) | 6,8 | 407 | (295-550) | 13,6 |
| Ortolan | 1 | (0-2) | 0,1 | 691 | (536-853) | 23,0 | 0 | (0-1) | 0,0 | 94 | (61-170) | 3,1 |
| Siri | 129 | (61-212) | 6,5 | 2 | (0-7) | 0,1 | 0 | | 0 | 1 | (0-3) | 0,0 |
| CI 3902 | 4 | (0-8) | 0,2 | 0 | | 0 | 0 | | 0 | 0 | | 0 |
| Martin 403-2 | 14 | (2-37) | 0,7 | 3 | (1-5) | 0,1 | 0 | | 0 | 1 | (0-3) | 0,0 |
| Bajo-Aragon 1-1 | 11 | (3-18) | 0,6 | 0 | | 0 | 0 | | 0 | 0 | (0-1) | 0,0 |
| Dalmatishe | 193 | (128-327) | 9,7 | 194 | (100-333) | 6,5 | 87 | (43-133) | 1,5 | 90 | (17-153) | 3,0 |
| P. 31 322-1 | 100 | (54-154) | 5,0 | 6 | (5-9) | 0,2 | 0 | | 0 | 0 | (0-1) | 0.0 |
| *Avoine* | | | | | | | | | | | | |
| Prieuré | 21 | (11-45) | 1,1 | 307 | (147-517) | 10,2 | 637 | (287-1 062) | 10,6 | 65 | (44-91) | 2,2 |
| Peniarth | 126 | (62-156) | 6,3 | 491 | (226-670) | 16,4 | 862 | (481-1 158) | 14,4 | 567 | (229-798) | 18,9 |
| Noire de Moyencourt | 10 | (4-21) | 0,5 | 53 | (20-99) | 1,8 | 850 | (577-1 085) | 14,2 | 228 | (146-381) | 7,6 |
| Sun II | 3 | (1-6) | 0,2 | 8 | (6-10) | 0,3 | 164 | (63-294) | 2,7 | 31 | (0-54) | 1,0 |
| Nidar II | 30 | (24-43) | 1,5 | 179 | (123-226) | 6,0 | 976 | (620-1 589) | 16,3 | 631 | (481-802) | 21,0 |
| Silva | 2 | (0-3) | 0,1 | 1 | (0-2) | 0,0 | 66 | (44-82) | 1,1 | 19 | (0-29) | 0,6 |
| 640318-40-2-1 | 6 | (1-13) | 0,3 | 11 | (7-15) | 0,4 | 13 | (3-25) | 0,2 | 19 | (10-33) | 0,6 |
| A. sterilis cc. 4658 | 0 | | 0 | 0 | | 0 | 0 | | 0 | 0 | | 0 |
| I.G.V.H. 72-646 | 3 | (2-6) | 0,2 | 4 | (2-8) | 0,1 | 14 | (5-20) | 0,2 | 16 | (1-36) | 0,5 |
| TY 72-42-1 | 1 | (0-2) | 0,1 | 5 | (0-7) | 0,2 | 7 | (1-12) | 0,1 | 17 | (11-21) | 0,6 |
| TY 72-49-1 | 2 | (0-4) | 0,1 | 3 | (2-5) | 0,1 | 4 | (0-13) | 0,1 | 9 | (2-14) | 0,3 |
| *Blé* | | | | | | | | | | | | |
| Joss | 455 | (284-586) | 22,8 | 754 | (204-1 400) | 25,1 | 590 | (220-1 035) | 9,8 | 185 | (148-203) | 6,2 |
| Champlein | 432 | (247-571) | 21,6 | 479 | (231-878) | 16,0 | 389 | (247-501) | 6,5 | 63 | (35-78) | 2,1 |
| Hardi | 463 | (255-747) | 23,2 | 486 | (251-679) | 16,2 | 405 | (250-543) | 6,8 | 186 | (122-343) | 6,2 |
| Capa | 261 | (161-457) | 13,1 | 619 | (413-1 112) | 20,6 | 584 | (336-793) | 9,7 | 384 | (226-625) | 12,8 |
| Rex | 272 | (141-513) | 13,6 | 519 | (30-729) | 17,3 | 575 | (490-671) | 9,6 | 379 | (298-498) | 12,6 |
| 63/1.7.15.12 | 0 | (0-1) | 0,0 | 0 | (0-1) | 0,0 | 0 | (0-1) | 0,0 | 0 | | 0 |
| Iskamish-k2-light | 18 | (5-32) | 0,9 | 5 | (0-9) | 0,2 | 5 | (0-9) | 0,1 | 4 | (0-7) | 0,1 |
| Iskamish-k2-dark | 210 | (82-387) | 10,5 | 330 | (234-435) | 11,0 | 173 | (153-191) | 2,9 | 332 | (234-396) | 11,1 |
| Psathias | 108 | (77-173) | 5,4 | 313 | (16-463) | 10,4 | 113 | (62-236) | 1,9 | 159 | (105-248) | 5,3 |
| Aus 10 894 | 1 | (0-1) | 0,1 | 1 | (0-2) | 0,0 | 1 | (0-2) | 0,0 | 1 | (0-3) | 0,0 |
| *Seigle* | | | | | | | | | | | | |
| Rogo | 211 | (118-347) | 10,6 | 545 | (90-802) | 18,2 | 56 | (4-126) | 0,9 | 311 | (194-572) | 10,4 |

(1) Nombres moyens de kystes pleins sur 2 plantes ; (2) Nombres extrêmes observés entre les 4 répétitions ; (3) Taux moyen de multiplication.

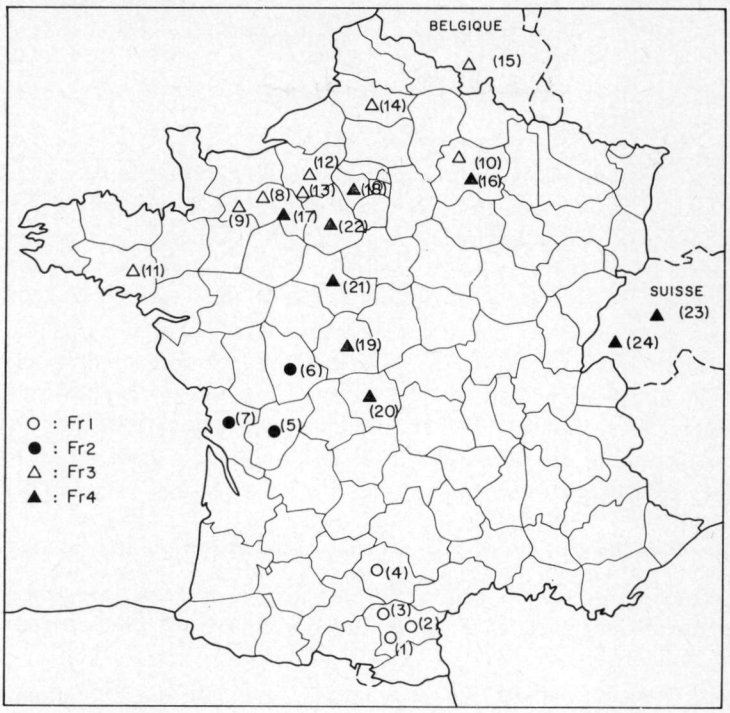



FIG. 1. — *Localisation géographique des différentes races d'*Heterodera avenae.

| | | | |
|---|---|---|---|
| (1) | La Bastide d'Anjou (Aude) | (13) | Gauciel (Eure) |
| (2) | Villasavary (Aude) | (14) | Ham (Somme) |
| (3) | Bram (Aude) | (15) | Masnuy-St-Jean (*Belgique*) |
| (4) | Graulhet (Tarn) | (16) | Nuisement (Marne) |
| (5) | Aigre (Charente) | (17) | Mortagne (Orne) |
| (6) | Vivonne (Vienne) | (18) | Douaville (Yvelines) |
| (7) | Matha (Char. Mar.) | (19) | Brion (Indre) |
| (8) | Argentan (Orne) | (20) | Chambon/Voueize (Creuze) |
| (9) | Durcet (Orne) | (21) | Binas (Loir-et-Ch.) |
| (10) | La Certine (Marne) | (22) | Chataincourt (Eure-et-L.) |
| (11) | Guer (Morbihan) | (23) | Nods (*Suisse*) |
| (12) | Brionne (Eure) | (24) | Apples (*Suisse*) |

se comporte de la même manière que les variétés d'avoine : « hôte », elle porte de 19 à 222 femelles, sauf dans le cas de la population de Chambon/Voueize (20) qui s'est d'ailleurs assez peu multipliée sur les autres variétés d'orge testées ; de 0 à 9 dans le cas contraire. *Siri* s'oppose à la multiplication de toutes les populations à l'exception du type Fr 1 pour lequel il est un hôte cependant moins efficace qu'*Emir*. Sur *Siri*, les effectifs des populations de Binas (21), Aigre (5), Matha (7), compris entre 5 et 15 p. 100 des nombres recensés sur *Emir* laissent supposer l'existence de mélanges de races dans ces foyers.

## 2. — *Etude approfondie des races*

A. *Comparaison du développement des races Fr 1 et Fr 2 sur différentes variétés d'avoine, en serre et à l'extérieur.*

Pour les 2 populations et quelle que soit la variété utilisée, la production de kystes est beaucoup plus faible en serre qu'en conditions extérieures (tabl. 2). D'une manière générale, toutes les variétés d'avoine développent faiblement le type de population Fr 1. Les variétés de printemps sont réellement des « hôtes médiocres », le taux de multiplication du parasite étant au maximum de 0,4, alors que celles d'hiver assurent seulement un maintien ou un développement réduit des populations du nématode.

Les résultats obtenus avec le type de population Fr 2 accentuent les différences de comportement entre variétés d'hiver et de printemps présentées précédemment. En effet, si les variétés d'avoine d'hiver multiplient fortement cette population, de la même manière que le blé ou l'orge, celles de printemps n'assurent au mieux qu'un maintien des effectifs du parasite.

B. *Etude du comportement, des 4 races à l'égard des variétés du test international élargi.*

Les différences de multiplication sur plusieurs variétés de la gamme utilisée en 1975 confirment l'existence en France d'au moins 4 types physiologiques distincts d'*H. avenae* (tabl. 3).

*Les orges*, *Varde* et *Emir*, excellents « hôtes » pour toutes les populations, rendent compte à nouveau de l'activité du nématode. La différenciation entre les races est faite d'une part par *Siri* et *P. 31.322-1* qui multiplient exclusivement Fr 1, d'autre part par *Ortolan*, hôte seulement de Fr 2 et Fr 4. *Dalmatishe* assure la multiplication de toutes les populations, mais ne présente pas la même efficacité que *Varde* et *Emir*. *C I 3902*, *Martin 403-2* et *Bajo Aragon 1-1* sont par contre des hôtes médiocres.

*Sur les avoines*, comme cela a été observé précédemment, la multiplication du type Fr 1 est beaucoup plus faible que celle des 3 autres et plus particulièrement de Fr 3 et de Fr 4. A nouveau le type Fr 2 se développe mieux sur les variétés d'hiver que sur celles de printemps (*Noire de Moyencourt*, *Sun II* et *Nidar II*). Ces 3 variétés permettent de séparer Fr 2 de Fr 4, qui ont un comportement identique sur les orges. Sur ces avoines de printemps, le taux de multiplication établi sur les effectifs en kystes ou en larves infectieuses (2) néoformés est beaucoup plus faible pour Fr 2 que pour Fr 4. Les autres variétés d'avoine multiplient faiblement toutes les populations ; enfin *A. sterilis cc 4658* s'oppose totalement au développement de tous les types du parasite.

*Aucun blé* ne différencie les types physiologiques d'*H. avenae*. Les variétés d'hiver, *Joss*, *Champlein*, *Hardi*, et celles de printemps, *Capa*, *Rex*, *Psathias* et *Iskamish-k 2-dark* sont d'excellents hôtes. Par contre les lignées *63/1.7.15.12*, *Aus. 10 894* ainsi que *Iskamish-k 2-light* s'opposent nettement au développement de toutes les populations du nématode.

Le seigle *Rogo* doit être considéré comme une plante hôte même si le type Fr 3 s'y est beaucoup moins développé que les 3 autres populations.

(2) Sur les 3 variétés confondues, le taux de multiplication en larves infectieuses de Fr 1, Fr 2, Fr 4 est respectivement de 0,3, 1,9 et 6,8.

## III. — Discussion

### 1. — *Remarques sur la méthode de caractérisation et les modifications apportées*

Déjà améliorées par l'utilisation de la méthode d'extraction associant l'élutriateur de Kort et la centrifugation, la précision et la fiabilité de la technique de caractérisation des races sont, sans conteste, accrues par l'utilisation du test standardisé que nous avons mis au point.

En effet, la culture des céréales sur un seul type de sol, infesté par un nombre à peu près identique de larves permet de supprimer les inconvénients liés à l'utilisation des sols d'origine : ceux-ci différant par leur texture et leur taux d'infestation, peuvent modifier la production de parasites soit directement, soit indirectement selon le développement du système racinaire de la plante. Par le comptage des individus nouvellement formés à la fin du cycle de développement, on a également limité les erreurs liées à un dénombrement précoce, au stade femelle blanche, qui ne tient pas compte de la variabilité de pénétration des nématodes dans les plantes. De plus, ces nouveaux kystes, qu'il n'est pas possible de confondre avec ceux de l'inoculum enfermés dans un nouet de gaze, peuvent être réutilisés pour des études ultérieures ou écrasés afin d'estimer leur contenu en larves infectieuses. Celles-ci représentent le véritable potentiel d'infestation et en rapportant leur nombre à celui de l'inoculum, on peut avoir une meilleure idée de l'influence des variétés sur la multiplication du parasite.

L'application de cette méthode nous a également permis de constater que le parasite s'est beaucoup moins multiplié en serre qu'en conditions extérieures : la température plus élevée a peut-être inhibé l'éclosion des nématodes ; en effet, on sait qu'en France l'optimum thermique pour l'éclosion d'*H. avenae* se situe à des températures basses de 5 ou 10° selon les populations (Rivoal, 1975). A l'avenir, ce fait doit être pris en considération, notamment lorsqu'on veut comparer des résultats obtenus dans des conditions non identiques. L'amélioration apportée se juge également par la très forte multiplication du parasite sur les plantes « hôtes » qui se distinguent facilement des variétés « hôtes médiocres ». La productivité élevée de cet élevage doit certainement atténuer la très forte variabilité entre répétitions qu'il nous est actuellement impossible de maîtriser.

Enfin, cette technique d'élevage a permis de mettre en évidence une multiplication inégale du parasite selon les plantes hôtes testées. Qualitativement, ce fait n'a pas une très grande importance ; par contre, quantitativement, on doit en tenir compte, notamment pour le choix de l'hôte de référence qui sert à appliquer la règle discriminante du 5 p. 100. Ainsi, *Sun II*, qui a été pendant très longtemps l'hôte témoin, multiplie insuffisamment le parasite, plus particulièrement des types Fr 3 et Fr 4. Elle est avantageusement remplacée par *Nidar II* ou *Noire de Moyencourt*.

### 2. *Problème des races*

Par leur développement différent sur plusieurs variétés de céréales, les 4 types de populations d'*H. avenae* caractérisés se révèlent être des entités physiologiques distinctes. Elles se présentent en foyers relativement homogènes, à l'exception semble-t-il des localités de Binas (21), Aigre (5) et Matha (7) où il pourrait y avoir mélange de

populations, respectivement Fr 1 et Fr 4 dans le 1er cas, Fr 1 et Fr 2 dans les 2 autres. Ces races se distribuent de la manière suivante (fig. 1) : hormis les exceptions précédemment citées, Fr 1 est localisée dans la partie méridionale du pays, plus particulièrement dans les départements de l'Aude et du Tarn. Fr 2 se trouve dans le centre Ouest, alors que Fr 3 et Fr 4, les plus fréquemment rencontrées, se rencontrent aussi bien au centre du territoire que dans les départements situés au nord de la Loire.

Comparées aux races d'*H. avenae* identifiées dans d'autres pays (Nielsen, 1974), Fr 3 et Fr 4 sont identiques aux types A et C localisés en Europe du Nord et plus particulièrement en Hollande, en Grande-Bretagne ou au Danemark. Fr 1 qui se multiplie sur *Siri* comme la race identifiée en Australie (Brown, 1974), en diffère cependant par son comportement sur l'Orge *Ortolan*, les avoines *Sun II* et *Silva*, les blés *63/1.7.15.12* et *Aus. 10 894*. Des homologues de Fr 1 et Fr 2 pourraient se trouver en Inde, dans les populations de Srimadhopur et Manda (Mathur *et al.*, 1974).

Il est intéressant de noter que les races Fr 3 et Fr 4 et leurs équivalents A et C sont situés dans des agro-écosystèmes proches. Par leur comportement sur plusieurs variétés d'avoine, plus particulièrement sur celles de printemps, ces entités physiologiques se démarquent des races Fr 1 et Fr 2, localisées dans des régions méridionales de France. Ces différences pourraient être le fait de caractéristiques propres aux cultivars utilisés, les variétés d'hiver étant plus aptes à multiplier le nématode que celles de printemps. Mais on peut également se demander si ces races n'extériorisent pas des propriétés physiologiques et génétiques résultant de processus de sélection d'origine culturale. A ce propos on doit signaler que, du moins jusqu'en 1957, les principales variétés d'avoine cultivées dans ces zones méridionales étaient aussi du type hiver (Moule, 1964).

Sur le plan agronomique, l'existence de ces 4 races biologiques est très importante et doit être prise en considération pour la mise au point et l'utilisation rationnelle des variétés résistantes. La confrontation de ces races aux variétés discriminantes du test européen a montré que de nombreuses sources de résistance existent chez les différentes céréales et que certaines pourraient être introduites dans des programmes de sélection. Dans la pratique, ces variétés résistantes doivent être introduites avec précaution en tenant compte du type de population auquel l'agriculteur se trouve confronté. Ainsi, en France il n'est pas possible de généraliser la culture des variétés résistantes d'orge du type *Siri*, lequel multiplie Fr 1.

Sur le plan scientifique, l'étude de ces entités physiologiques doit être poursuivie en essayant d'ailleurs de trouver d'autres critères de discrimination que l'usage du matériel végétal qui présente une trop grande variabilité entre espèces ou entre variétés. Il est souhaitable d'approfondir l'étude morphologique et génétique de ces races afin de savoir si elles représentent des races d'une seule espèce ou si elles appartiennent à des espèces distinctes comme on l'a constaté depuis peu pour les nématodes à kystes de la pomme de terre. De même, en raison de la large distribution du parasite inféodé à des milieux différents, il est nécessaire de connaître ses caractéristiques biologiques, comme cela a été réalisé en Australie (Meagher, 1970 ; Banyer et Fisher, 1971), ou entrepris en Angleterre (Duggan, 1961) et en France (Rivoal, 1975). De telles études devraient permettre une meilleure identification de ces entités physiologiques et pourraient éventuellement éclaircir les mécanismes écologiques ou génétiques impliqués dans leur formation.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Remerciements

Je tiens à remercier MM. Nielsen C. H., Statens Forsogsstation, Tylstrup (DK), qui nous a fourni les semences de la plupart des variétés testées ainsi que toutes les personnes, agriculteurs ou agents de diverses organisations professionnelles agricoles, pour l'aide qu'ils nous ont apportée lors de la recherche des foyers du parasite : notamment MM. AUGE, BAYON, BENET, BETTON, BOUCHET, CAHIERRE, FREYDIER, HERVE, JUVING, LEFEUVRE, LANGLOIS-BERTHELOT, LYMES, MAILHOL, MORLET, NIVET, RILOS.

## Summary

### *Identification of biological races of* Heterodera avenae *Woll. in France*

From 1971 to 1974, 24 populations of *H. avenae* from France, Belgium and Switzerland have been tested against differential hosts. Four population types called Fr 1, Fr 2, Fr 3 and Fr 4 have been caracterized. Later on, these were tested again for their differential development over a wide range of cereal species and cultivars with a standardized method controlling variations of infestation and type of soil. Results confirm existence of four separate biological races. Their careful study must be undertaken with other differential methods such morphology, biology and genetics.

## Références bibliographiques

ANDERSEN S., 1959. Resistance of barley to various populations of the cereal root eelworm (*Heterodera major*). *Nematologica*, **4,** 91-98.

BANYER R. J., FISHER J. M., 1971. Seasonal variation in hatching of eggs of *Heterodera avenae*. *Nematologica*, **17,** 225-236.

BROWN R. H., 1969. The occurrence of biotypes of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll) in Victoria. *Austr. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, **9,** 453-456.

BROWN R. H., 1974. Further studies on the Victorian biotype of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*). Austr. *J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, **14,** 394-398.

COOK R., WILLIAMS T. D., 1972. Pathotypes of *Heterodera avenae*. *Ann. Appl. Biol.***71,** 267-271.

COOLEN W. A., D'HERDE, C. J., 1972. A method for the quantitative extraction, of nematodes from plant tissue. Min. Agric. *St. Agric. Res. Centre*, Ghent, 77 p.

COTTEN J., 1967. Cereal root eelworm pathotypes in England and Wales. *Plant Pathol.*, **16,** 54-59.

DUGGAN J. J., 1961. Seasonal variations in the activity of cereal root eelworm (*Heterodera major*). *Sci. Proc. R. Inst. Soc. Series*, 21-24.

GILL J. S., SWARUP G., 1971. On the host range of the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* Woll. 1924, the causal organism of Molya disease of wheat and barley in Rajasthan, India. *Ind. J. Nematol.* **1,** 63.

JONES F. G. W., 1972. Nematodes and cereals. *Agric. Dev. Adv. Serv. Quart. Rev.* **6,** 20.

KORT J., 1960. A technique for the extraction of *Heterodera* cysts from wet soil and for the estimation of their egg and larval content. Multilith P. D. Wageningen.

KORT J., DANTUMA G., VAN ESSEN A., 1964. On biotypes of the cereal root eelworm (*Heterodera avenae*) and resistance in oats and barley. *Neth. J. Pl. Path.*, **70,** 9-17.

LUCKE E., 1969. Untersuchungen zum Hafer Nematoden Problem. (5. Mitteilung). *Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin. Dahlem*, **136,** 41-49.

MATHUR B. N., ARYA H. C., MATHUR R. L., HANDA D. K., 1974. The occurrence of biotypes of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in the light soils of Rajasthan and Haryana. India, *Nematologica*, **20,** 19-26.

MEAGHER J. W., 1970. Seasonal fluctuations in numbers of larvae of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and of *Pratylenchus minyus*, and *Tylenchorhynchus brevidens* in soil. *Nematologica*, **16,** 333-347.

MOULE C., 1964. *Les variétés d'avoine cultivées en France. I.N.R.A.*, 149, rue de Grenelle, Paris VII$^{e}$.

NIELSEN C. H., 1974. Report on the 1972-1973 test Assortment (Spring varieties) for cereal cyst nematode. *Symp. Intern. Nematol.*, Grenade, Espagne.

RITTER M., 1970. Les nématodes des céréales. *Cultivar*, 3-6.

RIVOAL R., 1973. Etude de la nuisibilité du nématode à kystes des céréales (*Heterodera avenae* Woll.) en France et des causes de sa variabilité. *C. R. Ac. Agric.*, **12**, 959-970.

RIVOAL R. 1975. Le nématode à kystes des céréales, *Heterodera avenae* en France : nuisibilité, caractéristiques biologiques et perspectives de lutte. *Bull. O.E.P.P.* **5**, 4, 425-435.

SOSA MOSS C., 1966. Contribution à l'étude d'un nématode phytoparasite *Heterodera avenae* Woll. (thèse).

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 273-276.

# Male olive fly attraction to virgin females in the field

George E. HANIOTAKIS

*Department of Biology, N.R.C. « Democritos »*
*Aghia Paraskevi Attikis, Greece.*

## Summary

Sexual attraction of mature male *Dacus oleae* (Gmelin) flies to mature virgin females of the same species has been demonstrated in the field. No other type of inter or intra sex attraction was observed. It is conjectured that this type of attraction is the same as that which was demonstrated in laboratory tests and that in both cases an airborne sex pheromone is involved. Temperature appears to be a limiting factor in the expression of the attraction.

## Introduction

Haniotakis (1973) has demonstrated by means of an olfactometer that *Dacus oleae* females attract sexually mature males during the mating hours (dusk). Preliminary field tests have indicated also that mature males are attracted to sexually mature virgin females. Economopoulos *et al.* (1971) reported the emission of characteristic odors by both sexes during the mating hours and suggested that these odors may have some relation to the sexual activities of the species. Economopoulos *et al.* (1975) observed aggregation of male and female wild flies in places where large numbers of laboratory cultured flies were released. The above observations suggest the presence of pheromones in both sexes of this insect. The purpose of the present work was to verify the attractiveness of females under field conditions and to test the presence of sex attractants in the males, the expression of which may have been obscured in the laboratory experiments.

## Materials and methods

The insects used in these tests were produced and maintained in the laboratory on artificial diets (Tsitsipis, 1975).

Five or 10 sexually mature (5-15 days old) virgin males or females were placed in small cages 4-5 centimetres long and 3 centimetres in diameter made of plastic tubing. The two ends of the cage were closed with wire screen. Water was supplied by means of a cotton wick inserted in a plastic bottle fastened in a hole in the middle of the cage. Dried adult diet was placed inside the cage. The cage with the insects was hung inside a McPhail trap (fig. 1) which was then hung on a tree. A total of 15 tests each of 20 replicates was conducted between June and October 1972 in an olive orchard at Spata, 15 kilometres SE from Athens. In 7 of the tests the traps were distributed randomly one on each tree in the middle of a large orchard, and in the remaining 8 one trap per tree of each treatment was placed at the same location in the orchard. The traps were checked every 3-4 days and rotated on each check. The insects were kept in the traps for 6-8 days. To test whether the attraction was due to the insects themselves or to their excreta, such excreta were collected from cages (30 centimetres cubic) in which about 100 male or female insects were kept in the laboratory and placed in the cages inside the traps. When the trap captures decreased, 500-1 000 lab-cultured insect pairs were released at the center of the experimental area.

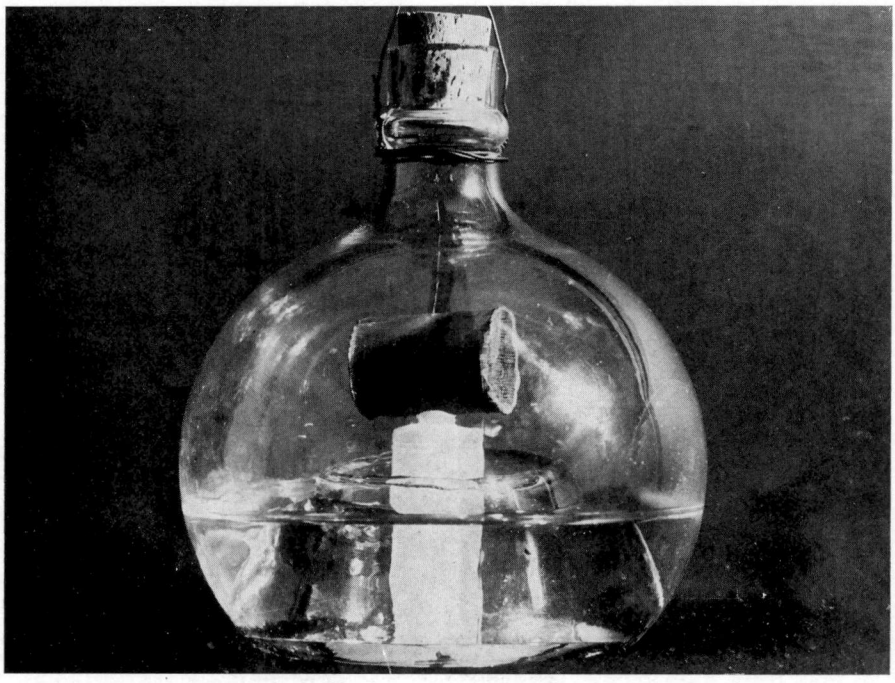


FIG. 1. — *Cage containing olive flies inside McPhail trap.*

## Results and discussion

Table 1 shows the numbers of males and females captured by traps with male or female flies. Male attraction to virgin females is clear. In a few tests the mean number of males attracted to virgin females was not significantly different from the remaining

mean numbers ; this is most likely due to the small number of insects captured. The results of table 1 coincide with the results obtained in laboratory bioassays (Haniotakis, 1973), the only difference being that relatively more male flies were captured in male traps in the field than males attracted to males in the lab. No doubt this difference is due to the fact that the few females captured in male traps were acting as an attractive source for the males. Actually the mean number of males captured by male traps which had captured no females was 1.96 per trap (mean of 49 traps), while the same number was 4.29 (mean of 37 traps) in male traps which had captured at least one female. These two means are significantly different (Student's t test, p. 5 p. 100).

TABLE 1

*Numbers of male or female olive flies captured by traps containing virgin male or female flies. Means of 20 replicates. Sex symbol on left of arrow indicates sex captured and on right the sex contained in the trap*

| | ♂ → ♀ | ♀ → ♂ | ♂ → ♂ | ♀ → ♀ | ♂ → C | ♀ → C |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 7.56$^{a*}$ | 0.10$^{b}$ | 2.56$^{b}$ | 0.15$^{b}$ | 0.10$^{b}$ | 0.05$^{b}$ |
| | 2.75$^{a}$ | 0.10$^{b}$ | 0.50$^{b}$ | 0.15$^{b}$ | 0.10$^{b}$ | 0.20$^{b}$ |
| | 3.90$^{a}$ | 0.56$^{b}$ | 0.45$^{b}$ | 0.00$^{b}$ | 0.05$^{b}$ | 0.05$^{b}$ |
| | 6.70$^{a}$ | 1.30$^{b}$ | 2.60$^{b}$ | 0.45$^{b}$ | 0.75$^{b}$ | 0.15$^{b}$ |
| | 2.45$^{a}$ | 0.80$^{b}$ | 0.80$^{b}$ | 0.40$^{b}$ | 0.35$^{b}$ | 0.35$^{b}$ |
| | 0.65$^{a}$ | 0.00$^{b}$ | 0.20$^{b}$ | 0.05$^{b}$ | 0.00$^{b}$ | 0.00$^{b}$ |
| | 0.80$^{a}$ | 0.10$^{b}$ | 0.25$^{b}$ | 0.20$^{b}$ | 0.00$^{b}$ | 0.00$^{b}$ |
| | 1.50$^{ab}$ | 0.15$^{b}$ | 2.05$^{a}$ | 0.65$^{ab}$ | 0.00$^{b}$ | 0.00$^{b}$ |
| | 0.30$^{a}$ | 0.10$^{a}$ | 0.10$^{a}$ | 0.05$^{a}$ | 0.00$^{a}$ | 0.00$^{a}$ |
| | 0.25$^{a}$ | 0.00$^{a}$ | 0.05$^{a}$ | 0.05$^{a}$ | 0.00$^{a}$ | 0.00$^{a}$ |
| | 5.05$^{a}$ | 0.40$^{b}$ | 2.60$^{b}$ | 1.10$^{b}$ | 0.05$^{b}$ | 0.00$^{b}$ |
| | 0.85$^{a}$ | 0.15$^{b}$ | 0.45$^{b}$ | 0.45$^{b}$ | 0.05$^{b}$ | 0.00$^{b}$ |
| | 1.15$^{a}$ | 0.55$^{b}$ | 0.40$^{b}$ | 0.25$^{b}$ | 0.00$^{b}$ | 0.00$^{b}$ |
| | 0.35$^{a}$ | 0.15$^{a}$ | 0.25$^{a}$ | 0.20$^{a}$ | 0.00$^{a}$ | 0.00$^{a}$ |
| | 1.60$^{a}$ | 0.65$^{b}$ | 0.65$^{b}$ | 0.45$^{b}$ | 0.15$^{b}$ | 0.05$^{b}$ |
| Total ..... | 35.86 | 5.11 | 13.91 | 4.60 | 1.60 | 0.85 |
| Mean ..... | 2.39 | 0.34 | 0.92 | 0.30 | 0.10 | 0.05 |

* Means followed by same letter are not significantly different (Duncan's Multiple range test, p = 5 p. 100).

Of the 20 traps of each sex used per test in the last 10 tests, 10 traps had 5 individual flies in them and the other 10 had 10. The mean number of males per trap captured by traps with 5 females was 2.59 while the same number of traps with 10 females was 2.58. For calculation of the above means, traps with zero flies captured were not included. The above observation indicates either that the difference in the amount of attractive material released by 5 or 10 females was not adequate to produce difference in the number of flies attracted or that the radius from which the female traps attract the males is restricted (*i.e.*, males from a single tree only) and thus more attractant will not increase the captures. In two tests 4 traps of a different design were included, two with 50 females in each and two with 50 males. These traps caught no more flies

than the original ones, but of course no comparisons can be made between different kinds of traps.

Although no trap checks were made during different hours of the day to find the time during which the flies were captured, direct observations indicated that most of the males were captured during the dusk hours, *i.e.*, during the hours of sexual activity.

Temperature seems to be very important in the attraction of the two sexes. Experiments designed to test the degree of competition between wild females and trapped females were conducted in the same orchard between late October and mid November of the same year. No males were caught in the sex traps, probably due to low temperature during the dusk hours (below 14 °C). Experiments conducted in this lab haveshown that sexual activity in this species ceases below 12 °C (G. Zervas unpublished data).

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Résumé

*Attraction des mâles de la mouche de l'olive pour les femelles vierges dans la nature*

Un phénomène d'attraction sexuelle de femelles vierges de *D. oleae* par des mâles de la même espèce a été mis en évidence dans la nature où aucun autre type d'attraction sexuelle n'a été observé. Ce type d'attraction est supposé être le même que celui mis en évidence en laboratoire, lié dans les 2 cas à une émission aérienne de phéromone. La température paraît être un facteur limitant l'intensité de l'attraction.

## References

ECONOMOPOULOS A. P., GIANNAKAKIS A., TZANAKAKIS M. E., VOYADJOGLOU Anna, 1971. Reproductive behavior and physiology of the olive fruit fly. 1. Anatomy of the adult rectum and odors emitted by adults. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **64**, 1112-1116.

ECONOMOPOULOS A. P., HANIOTAKIS G., AVTZIS N., TSITSIPIS J., ZERVAS G., MANOUKAS A., 1975. Performance of normal and γ-ray sterilized laboratory reared *Dacus oleae* flies in the field. In : *Sterile Insect Release for Fruit Fly Control. Proc. Panel*, Vienna, Nov. 1973, FAO/IAEA, Vienna. STI/PUB/392.

HANIOTAKIS G. E., 1974. Sexual attraction in the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmelin). *Environ. Entomol.*, **3**, 82-6.

TSITSIPIS J., 1975. Mass rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmel.), at « Democritos ». In : Sterile Insect Release for Fruit Fly Control. *Proc. Panel, Vienna*, Nov. 1973. FAO/IAEA, Vienna. STI/PUB/392.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 277-285.

# Effect of antimicrobials upon eggs and larvae of *Dacus oleae* (*Diptera, Tephritidae*) and the use of propionates for larval diet preservation.

A. G. MANOUKAS et B. MAZOMENOS

*Department of Biology, N.R.C. « Demokritos »*
*Athens, Greece.*

## Summary

Several tests have been conducted to substantiate the effect of methyl-p-OH-benzoate (nipagin), sorbic acid, potassium sorbate, propionic acid and sodium propionate solutions at pH 4 upon the hatchability of 4,24 and 48 h old eggs of *Dacus oleae*. In addition four experiments were carried out to study the effect of sodium propionate and propionic acid upon the preservation of larval diets and the performance of *D. oleae* larvae.

It was found that hatchability of 4 h old eggs was affected when concentration per 100 ml water was equal or higher to 0.10 g for nipagin 0.04 g for sorbic acid and 0.6 ml for propionic acid. The effect of potassium sorbate was similar to the equivalent level of sorbic acid at pH 4. The same was true for sodium propionate and propionic acid. Sodium propionate at a level of 0.4 g per 100 g diet or its equivalent in propionic acid was adequate in preventing visible microbial growth. This level gave number of pupae, pupal weight and adult emergence equivalent to the controls.

## Introduction

Mass production of insects on artificial diets have emphasized the need for cultures of standard quality for insect control and entomological research (Smith, 1966). Artificial diets are highly susceptible to attack by bacteria, molds, fungi and yeast and thus to spoilage. To prevent spoilage, antimicrobial substances are often added to artificial diets. Some of these substances have been reported to have had some detrimental effects on certain insects. Recently Singh and House (1970α) reported that certain antimicrobial agents are detrimental to larval growth and size of *Agria affinis* (*Diptera, Sarcophagidae*) at concentrations usually used to prevent microbial growth. Tzanakakis *et al.* (1970) observed that hatchability of 24 hours old eggs of *Dacus oleae* (*Diptera, Tephritidae*) placed on diet N was lower when compared to 48 hours old eggs. Manoukas (1972) did not observe that effect on hatchability but it showed that weight of pupae obtained from young eggs placed on diet N was lower when compared to 48 hours old eggs, probably due to the effect of the preservatives used.

Nipagin (methyl P-OH-benzoate) and potassium sorbate is most often used to prevent spoilage of larval diets for *D. oleae*. Studies have been conducted to substantiate the effect of these and of other preservatives upon the quality of *D. oleae* and to find out new and cheaper antimicrobial substances for effective diet preservation and less toxic effects. This paper reports the effect of graded levels of nipagin, sorbic acid, potassium sorbate, propionic acid and sodium propionate upon the hatchability of *D. oleae* eggs of various ages. In addition it presents data on the use of propionic acid and sodium propionate, for effective preservation of artificial diets seeded with two ages of eggs.

## Methods and materials

Eggs were collected from a population of insects maintained in this laboratory according to the procedures described by Tsitsipis (1973). Insects were allowed to oviposit for 2 hours. It took 2 to 4 hours to set the eggs on the incubation antimicrobial solutions or on the diets. Therefore, when eggs were used immediately following collection time, those eggs were considered as 4 hours old. Similarly eggs used 24 and 48 hours following collection time where considered as 24 and 48 hours old. All eggs were obtained from the same lot for each test of hatchability or for each experiment and were kept in petri dishes on the top of a filter paper saturated with water or antimicrobial solution. Petri dishes were kept in covered plastic containers with water at the botton inside an incubator set at 25 $\pm$ 1 °C. Hatchability of eggs was counted 72 hours following collection time under a stereoscop.

The desirable solutions of nipagin, sorbic acid, potassium sorbate (K-sorbate), propionic acid and sodium propionate (Na-propionate) were made with chemically pure compounds dissolved in distilled water. All antimicrobial compound solutions and the control (distilled water) were brought to pH 4.0 by addition of 2 NHCl or 2 NKOH. This pH was chosen for the hatchability tests because it was found suitable for effective preservation of larval diets. The pH was recorded by the use of a pH-meter (model 26, Radiometer, Copenhagen). All hatchability tests were made with 5 replicates per treatment using 20 eggs per replicate. Eggs of 4, 24 and 48 hours eggs were used for each level of an antimicrobial substance tested. These levels are presented in table 1, 2, 3 and in figure 1.

Diet PF was used as a control to determine the level of Na-propionate for effective prevention of visible microbial contamination of the diet and for best pupal yield of *D. oleae* (Experiment 1 and 2). The composition of this diet, and its preparation is reported by Manoukas (1974). The levels of Na-propionate tested are presented in table 4. The determined effective level of Na-propionate and its equivalent in propionic acid were tested in diets PF and T. Diet T is similar to diet PF with the exception that the latter utilizes a different type of cellulose and it is presently used for mass rearing of *D. oleae* in this laboratory. Both diets, PF and T, contain nipagin and K-sorbate as antimicrobial substances. These antimicrobials are replaced by Na-propionate (diets PFNaP and TNaP) or its equivalent in propionic acid (diets PFPA and TPA). The performance of these diets is compared with those of PF and T in Experiment 3 and 4 (table 5). The pH of all diets was brought to an approximate value of 4 by addition of 2 NHCl. This is quite important because a lower pH may affect pupal weight and a

TABLE 1

*Effect of graded levels of nipagin (at pH 4) upon the hatchability of* D. oleae *eggs at three ages. Mean* (p. 100) ± *Standard Deviation (SD)*

| Age of eggs hours | Nipagin g/100 ml | Hatchability p. 100 ± SD | |
|---|---|---|---|
| 4 | 0.20 | 0 | — |
| 4 | 0.15 | 32 | 10.3 |
| 4 | 0.10 | 57 | 6.2 |
| 4 | 0.05 | 82 | 8.1 |
| 24 | 0.20 | 10 | 1.6 |
| 24 | 0.15 | 41 | 3.4 |
| 24 | 0.10 | 70 | 7.4 |
| 24 | 0.05 | 78 | 6.9 |
| 48 | 0.20 | 36 | 5.1 |
| 48 | 0.15 | 72 | 7.8 |
| 48 | 0.10 | 88 | 8.9 |
| 48 | 0.05 | 79 | 6.6 |
| 4 | Control | 83 | 9.1 |

TABLE 2

*Effect of graded levels of sorbic acid and of potassium sorbate (at pH 4) upon the hatchability of* D. oleae *eggs at three ages. Mean* (p. 100) ± *Standard Deviation (SD)*

| Age of eggs hours | Sorbic acid g/100 ml | Hatchability p. 100 ± SD | | Potassium sorbate g/100 ml | Hatchability p. 100 ± SD | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 4 | 0.16 | 0 | | 0.22 | 0 | — |
| 4 | 0.08 | 0 | | 0.11 | 0 | — |
| 4 | 0.04 | 46 | 9.9 | 0.06 | 54 | 7.5 |
| 4 | 0.02 | 84 | 9.1 | 0.03 | 85 | 9.1 |
| 24 | 0.16 | 0 | | 0.22 | 0 | — |
| 24 | 0.08 | 0 | | 0.11 | 0 | — |
| 24 | 0.04 | 73 | 8.9 | 0.06 | 74 | 7.4 |
| 24 | 0.02 | 88 | 8.8 | 0.03 | 77 | 7.5 |
| 48 | 0.16 | 8 | 1.6 | 0.22 | 12 | 1.6 |
| 48 | 0.08 | 47 | 5.3 | 0.11 | 57 | 6.8 |
| 48 | 0.04 | 88 | 6.2 | 0.06 | 89 | 7.2 |
| 48 | 0.02 | 86 | 6.9 | 0.03 | 89 | 7.4 |
| 4 | Control | 78 | 7.1 | Control | 81 | 8.9 |

higher one will result in contamination of the diet. The diets containing Na-propionate in the last two experiments required 4.0 millilitres of 2 NHCl per 55 millilitres water, contrary to controls (diets PF and T) which required 3.0 millilitres of 2 NHCl.

Each diet (treatment) was put in round plastic containers of 7 centimètres lower diam., 9 centimètres upper diam. and 4 centimètres height covered with plastic lids. Approximately 60 g of diet was placed in each container (replicate). Five replicates per treatment were used. Eggs of 24 hours old were used in experiment 1 and 2. In the last two experiments 4 hours and 48 hours old eggs were used to differentiate the effect of antimicrobials used upon the hatchability and the performance of *D. oleae*

TABLE 3

*Effect of graded levels of propionic acid and sodium propionate (at pH 4) upon the hatchability of* D. oleae *eggs at three ages. Mean* (p. 100) ± *Standard Deviation (SD)*

| Age of eggs hours | Propionic acid ml/100 ml | Hatchability p. 100 ± SD | | Sodium propionate g/100 ml | Hatchability p. 100 ± SD | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 4 | 3.60 | 0 | | 4.68 | 0 | |
| 4 | 1.80 | 8 | 1.8 | 2.34 | 12 | 1.6 |
| 4 | 0.90 | 51 | 9.3 | 1.17 | 62 | 8.5 |
| 4 | 0.45 | 72 | 7.7 | 0.59 | 78 | 7.3 |
| 4 | 0.23 | 86 | 8.9 | 0.29 | 92 | 5.4 |
| 24 | 3.60 | 0 | | 4.68 | 4 | 2.3 |
| 24 | 1.80 | 24 | 9.3 | 2.34 | 39 | 7.2 |
| 24 | 0.90 | 73 | 6.8 | 1.17 | 78 | 7.9 |
| 24 | 0.45 | 87 | 9.1 | 0.59 | 82 | 9.2 |
| 24 | 0.23 | 72 | 7.4 | 0.29 | 78 | 8.1 |
| 48 | 3.60 | 2 | 0.9 | 4.68 | 4 | 2.5 |
| 48 | 1.80 | 38 | 6.0 | 2.34 | 48 | 7.1 |
| 48 | 0.90 | 78 | 7.0 | 1.17 | 79 | 7.8 |
| 48 | 0.45 | 82 | 8.6 | 0.59 | 80 | 8.9 |
| 48 | 0.23 | 78 | 8.2 | 0.29 | 82 | 9.0 |
| 4 | Control | 75 | 6.9 | Control | 72 | 6.8 |

TABLE 4

*Effect of sodium propionate upon the prevention of visible microbial contamination of the basal diet PF and the performance of* D. oleae *larvae* [1]
(All diets adjusted to pH 3.8-4.1)

| Experiment 1 | Sodium propionate (g/100 g diet) | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Control Diet | 0.10 | 0.20 | 0.40 | 0.80 |
| Eggs hatched p. 100 | 79 | 81 | 80 | 89 | 77 |
| Visible contamination | None | Heavy | Some | None | None |
| 1st day of contamination | 9 | 5 | 7 | — | — |
| Pupae, number/g diet | 2.4[c] | 0.2[a] | 0.9[b] | 2.2[c] | 1.4[bc] |
| Weight, mg/pupa | 5.1[ab] | 4.8[a] | 5.4[ab] | 6.2[b] | 5.6[ab] |
| Adults, p. 100 pupae | 84[b] | 54[a] | 78[b] | 89[b] | 70[ab] |

| Experiment 2 | Sodium propionate (g/100 g diet) | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Control Diet | 0.30 | 0.40 | 0.50 | 0.60 |
| Eggs hatched, p. 100 | 71 | 73 | 72 | 74 | 66 |
| Visible contamination | None | Some | None | None | None |
| 1st day of contamination | — | 9 | — | — | — |
| Pupae, number/g diet | 2.9 | 2.6 | 2.8 | 2.5 | 2.3 |
| Weight, mg/pupa | 5.3 | 5.2 | 5.8 | 5.5 | 5.2 |
| Adults, p. 100 pupae | 78 | 69 | 80 | 75 | 64 |

[1] Means in the same row followed by the same letter do not differ significantly at the 5 p. 100 level of probability.

larvae. Eggs were taken and maintained in 0.3 p. 100 propionic acid (v/v). Five eggs/g diet (300 per replicate) were placed directly with a brush on the diet. Hatchability was checked on 20 eggs put on a small marked surface on diet. The difference between the eggs set and the ones found in place after hatching time was considered as due to hatched eggs. Pupae were taken out of the diet on the 11th day and each day there after. The day at which 90 p. 100 of pupae were obtained was considered as « days to pupation ». The pupae were weighed 3 days after the « days to pupation ». Adult emergence was recorded from a sample of 100 pupae obtained randomly from each replicate. Diets and pupae were kept in an incubator set at 25 $\pm$ 1 °C. Statistical procedures, when used, where those of Steel and Torrie (1960).

## Results and discussion

### I. *Effect of antimicrobial substances upon the hatchability of* D. oleae *eggs*

Table 1 presents the results of four levels of nipagin upon the hatchability of 4, 24 and 48 hours old eggs. It is quite clear that the level of 0.20 gramme of nipagin was lethal to 4 hours eggs and depressed materially hatchability of 24 and 48 hours eggs. The level of 0,05 gramme was not detrimental to the hatchability of eggs and the level of 0.10 gramme was detrimental only to 4 hours old eggs. The level of nipagin for effective diet preservation presently used is 0.20 gramme per 100 gramme diet which suggests some caution in the use of nipagin at this high level. Table 2 presents the results on the effect of sorbic acid and its potassium salt upon the hatchability. Both of these compounds affected hatchability in a similar manner. Thus 0.08 gramme of sorbic acid and its equivalent in K-sorbate (0.11 gramme) was lethal to the 4 and 24 hours old eggs and it depressed hatchability of 48 hours eggs. The level of 0.04 gramme sorbic acid gave hatchability equal to 46, 73 and 88 p. 100 for the 4 24 and 48 hours old eggs. The respective hatchability for the equivalent level of K-sorbate was 54, 74 and 89 p. 100. It is mentioned that 0.05 gramme of K-sorbate/per 100 grammes diet is presently used in the formulation of diets. The level of 0.02 gramme of sorbic acid and its equivalent salt was not detrimental to the hatchability of eggs. Table 3 presents the results of propionic acid and Na-propionate. The data shows that these compounds affected hatchability in a similar manner. Thus, 3.60 millilitres propionic acid and its equivalent salt (4.68 grammes) was lethal to the 4 and 24 hours old eggs and depressed hatchability to 2 p. 100 in the 48 hours old eggs. The level of 1.80 millilitre propionic acid gave hatchability equal to 8, 24 and 38 p. 100 for the 4 24 and 48 hours old eggs, respectively. The level of 0.45 millilitre propionic acid and its equivalent salt appears to be safe for hatchability of eggs at all ages. Regarding these results it should be mentioned that pH of the incubation solution is very important because of the dissociation constant (pK) of these substances. Thus when pH of the sorbates or propionates is sifted to neutral these are much less detrimental to hatchability of eggs than when they are at pH 4. Comparison of the hatchability results of sorbic acid, propionic acid and their salts shows that the salts gave constantly higher hatchability data than their equivalent levels of acids. Though these differences are not significant, they may indicate that the cations involved may have some effect upon the resistance of the egg to the antimicrobials.

The final hatchability test was designed to give information for a graphic illustration of the effect of nipagin, sorbic acid and propionic acid upon the hatchability of 4,24 and 48 hours old eggs. The levels of these substances were chosen on the basis of the results of the previous tests. Figure 1 presents the results. This figure shows that the time of exposure of eggs (age of eggs) to three antimicrobial substances plays an important role upon the hatchability of eggs. The hatchability of 24 and 48 hours old eggs is consistently higher than that of 4 hours old eggs. The curve of propionic acid for the 4 hours old eggs is similar to the one presented by Tsitsipis (1973) but the values

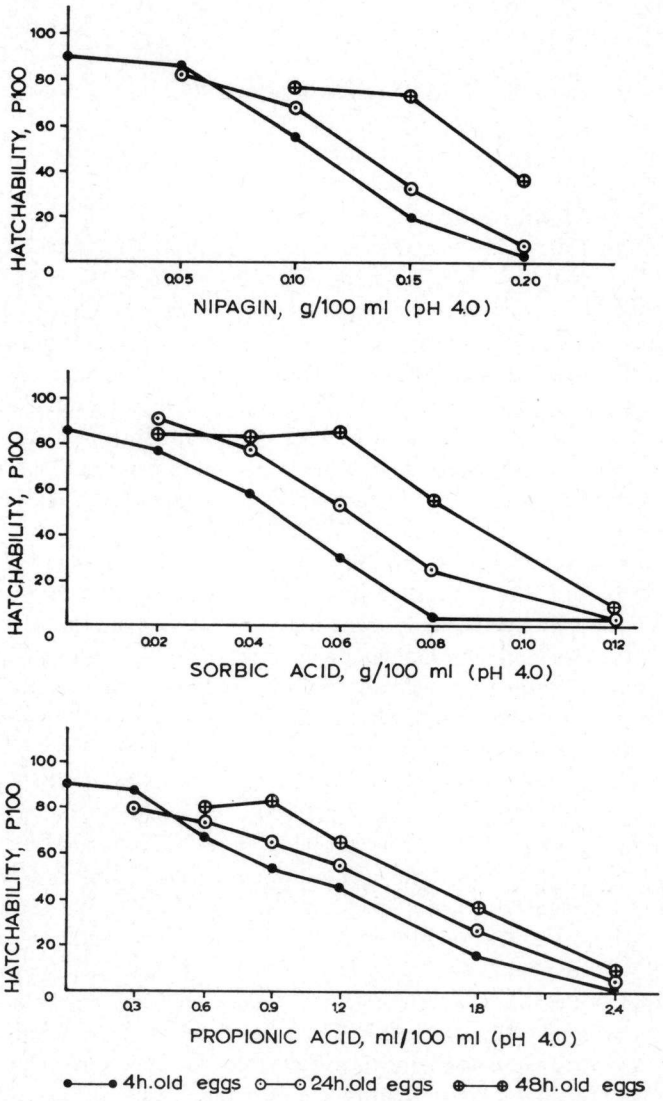



FIG. 1. — *Effect of methyl-p-OH-benzoate (Nipagin), sorbic acid and propionic acid (at pH 4.0) upon the hatchability of three ages of eggs of* D. oleae. *(CV was between 9 and* 18 p. 100).

of hatchability reported for each level of propionic acid is much lower than the ones reported here. This is apparently due to lower pH of his incubation solution.

### *II. Effect of Na-propionate or propionic acid upon the preservation of larval diets and the performance of* D. oleae larvae

The first two experiments were designed to determine the effective level of Na-propionate for diet preservation. Table 4 presents the results of these experiments. The results of the Experiment 1 show clearly that 0.20 gramme of Na-propionate per 100 grammes diet is not adequate for effective preservation of the diet. Thus microbial contamination was observed on the 7 day. This contamination reduced pupal yield considerably by the 12 day. The 0.80 gramme level reduced considerably but not statistically pupal yield compared to control diet PF. The 0.40 milligramme level appears to be adequate for effective prevention of microbial growth in the diet. On the basis of the results obtained from experiment 1, the next experiment included the levels of 0.30, 0.40, 0.50 and 0.60 gramme of Na-propionate per 100 grammes diet. All levels gave statistically equivalent results compared to each other and to the control. The 0.30 gramme level, however presented some microbial growth by the 9th day.

Therefore, the 0.40 gramme level can be used in the place of nipagin and potassium sorbate. This level of Na-propionate is also safe to embryonic development of newly laid eggs contrary to the nipagin and potassium sorbate level used in the artificial diet.

The next two experiments were designed to compare the performance of diets containing Na-propionate, and the equivalent in propionic acid with the control diets PF and T with two ages of eggs (4 and 24 hours old). Table 5 presents the results. It

TABLE 5

*Comparative performance of* D. oleae *larvae reared in the control diets (PF and T) and in the diets containing sodium propionate (diets PF NaP and TNaP) or its equivalent in propionic acid (diets PFPA and TPA)*
(All diets adjusted to pH 3.8-4.1)

| | Experiment 3 | | | Experiment 4 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Performance (1) | PF | PFNaP | PFPA | T | TNaP | TPA |
| *4-h old eggs* | | | | | | |
| Hatchability, p. 100 | 74 | 80 | 78 | 80 | 91 | 94 |
| Pupae, number/g diet | 2.6[a] | 2.7[a] | 2.5[a] | 2.3[a] | 3.8[b] | 3.0[ab] |
| Days to pupation (2) | 15 | 14 | 15 | 14 | 13 | 14 |
| Weight, mg/pupa | 5.8[a] | 6.0[a] | 5.6[a] | 6.4 | 6.2[a] | 6.1[a] |
| Adults, p. 100 pupae | 77 | 81 | 75 | 89 | 94 | 91 |
| *48-h old eggs* | | | | | | |
| Hatchability, p. 100 | 83 | 81 | 86 | 88 | 84 | 79 |
| Pupae, number/g diet | 2.4[a] | 2.6[a] | 2.3[a] | 2.5[a] | 2.9[ab] | 2.5[a] |
| Days to pupation (2) | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 |
| Weight, mg/pupa | 5.5[a] | 6.1[a] | 5.7[a] | 5.7[a] | 5.9[a] | 5.6[a] |
| Adults, p. 100 pupa e | 81 | 82 | 84 | 88 | 84 | 79 |

(1) Means in the same row, for each experiment (figures were analyzed separately), followed by the same letter do not differ significantly at the 5 p. 100 level of probability by Duncan's multiple range test.
(2) Since the day eggs placed on diet.

is important to note that hatchability of 4 hours old eggs, in both experiments was not affected by nipagin (diets PF and T) contrary to the results of the hatchability tests (table 1 and fig. 1) and contrary to the results obtained in diet N (Tzanakakis, 1970). This may be due to the fact that the surface of eggs did not come in full contact with the nipagin phase of the diet because of its relatively dry and granular nature. In addition the nutrients may play a role in this result (Singh and House, 1970*b*). The Na-propionate containing diets (PFNaP and TNaP) supported 90 p. 100 pupation one day earlier than the control diets and the diets containing propionic acid, when seeded with 4 hours old eggs. In addition the diet TNaP gave statistically higher number of pupae compared to all other diets only when 4 hours old eggs were used. No explanation could be found for these differences.

## Conclusions

The results of this paper support the following conclusions :

1. Hatchability of eggs of *D. oleae* was within normal limits (similar to controls) when 0.05 gramme of nipagin, 0.02 gramme of sorbic acid (or the equivalent in K-sorbate) and 0.45 millilitre of propionic acid (or the equivalent in Na-propionate), were used per 100 millilitres water at pH 4.

2. The effect of K-sorbate upon hatchability was similar to sorbic acid. The same was true for Na-propionate and propionic acid.

3. Hatchability of 4 hours old eggs was below normal when concentration per 100 millilitres water at pH 4 was equal or higher to 0.10 gramme for nipagin, 0.04 gramme for sorbic acid and 0.6 millilitre for propionic acid.

4. The detrimental effect of the antimicrobial substances tested depended upon the duration of incubation of eggs in the solutions. Thus the hatchability at three ages of eggs (4, 24 and 48 hours old) was different for each detrimental level of a substance.

5. The concentration of 0.4 gramme of Na-propionate and its equivalent in propionic acid is adequate for effective prevention of visible microbial growth. Hatchability of 4 and 24 hours old eggs, number of pupae, pupal weight and adult emergence of diets containing Na-propionate or propionic acid were equivalent to the control diets.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Résumé

*Action d'antiseptiques sur les œufs et les larves de* Dacus oleae (Diptera, Tephritidae), *et utilisation des propionates pour la conservation des milieux nutritifs larvaires*

Une série d'expériences a été effectuée pour l'évaluation de l'action des méthyle-para-hydroxybenzoate (nipagine), acide ascorbique, sorbate de potassium, acide propionique et propionate de sodium, en solutions aqueuses de pH 4, sur l'éclosion des œufs de *Dacus oleae* âgés de 4, 24 et 48 h. Quatre expériences supplémentaires ont été effectuées afin d'étudier l'action de l'acide propionique et du propionate de sodium sur la conservation des milieux nutritifs larvaires ainsi que sur les caractéristiques des larves de *Dacus oleae*. Des concentrations égales ou supérieures à 0,10 g de nipagine, 0,04 g d'acide ascorbique et 0,6 ml d'acide propionique pour 100 ml d'eau inhibent l'éclosion des œufs âgés de 4 h.

La concentration nocive de chaque substance est différente selon l'âge des œufs.

Le sorbate de potassium a une action semblable à celle d'une concentration équivalente de l'acide sorbique à pH 4. De même en ce qui concerne le proprionate de sodium et l'acide proprionique.

Le proprionate de sodium ou son équivalent en acide proprionique, utilisés à une concentration de 0,4 g par 100 g de milieu nutritif, sont suffisants pour prévenir un développement microbien visible.

Cette concentration ne modifie pas les caractéristiques des pupes obtenues par rapport à celles des témoins.

## Références

MANOUKAS A. G., 1972. *Research report on nutrition and chemistry of the olive fruit fly Dacus oleae* Gmelin GAEC. N.R.C. « Demokritos », Athens, DEMO 72/9, 40 p.

MANOUKAS A. G., 1974. Protein hydrolysate-free larval diets for rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae*. *Proc. Symp. on the Sterility Principle for Insect Control*, Innsbruck, Austria, 22-26 July, 1974, SM-186. In press.

SINGH P., HOUSE H. L., 1970*a*. Antimicrobial agents : their detrimental effects on size of an insect, *Agria affinis*. *Can. Entomol.*, **102,** 1340-1344.

SINGH P., HOUSE H. L., 1970*b*. Effects of streptomycin and potassium sorbate in relation to nutrient levels on the larvae of *Agria affinis* *J. Econ. Entomol.*, **63,** 449-454.

SMITH C. N., 1966. *Insect colonization and Mass Production*. Academic Press, New York.

STEEL R. G., TORRIE J. H., 1960. *Principles and procedures of statistics*. McGraw-Hill Co. London.

TZANAKAKIS M. E., ECONOMOPOULOS A. P., TSITSIPIS J. A., 1970. Rearing and nutrition of the olive fruit fly, I. Improved larval diet and simple containers. *J. Econ. Entomol.*, **63,** 317-318.

TSITSIPIS J. A., 1973. Report on mass rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmelin) at « Demokritos » Panel and Research Coordination Meeting on Fruit Fly Control by Sterile Insect Technique. Nov. 12-16, 1973, Int. At. Energy Agency, Vienna. In press.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 287-297.

# L'hivernation de *Dacus oleae* Gmel. (*Dipt., Tephritidae*) à l'état de pupe [1]

B. SIGWALT *, S. MICHELAKIS ** et V. ALEXANDRAKIS **

* *O.R.S.T.O.M. 24, rue Bayard Paris VIII France*
** *Station de recherches Agricoles de Chania (Crête) Grèce*

## Résumé

L'hivernation de *Dacus oleae* Gmel. à l'état de pupe a été étudié dans la région de Chania en Crête.

Par piégeage au sol, il est montré que les pupes installées au début de l'hiver évoluent soit suivant une constante durée-température de l'ordre de 350 degrés-jours, soit en passant par une phase de diapause ou quiescence, et éclosent alors en mai.

La mortalité hivernale des pupes a été évaluée à environ 80 p. 100.

Dans les conditions favorables de Chania, une dernière génération se développe en avril à partir des fruits encore pendants et des oléastres, et s'ajoute au stock de pupes en diapause.

Dans la région de Chania, au nord-ouest de l'île de Crête, la principale variété d'olivier, appelée « Tsounati », est une variété tardive. C'est un facteur éminemment favorable au développement des populations de *Dacus* qui trouvent au printemps, sur les fruits encore pendants, l'occasion d'installer une dernière génération. Les conditions climatiques hivernales sont par ailleurs assez clémentes et l'insecte est ainsi en mesure d'hiverner soit comme adulte (Arambourg, 1970) qui profitera des périodes éventuelles de beau temps pour reprendre son activité de ponte, soit comme larve à l'intérieur des fruits, soit enfin à l'état de pupe dans le sol.

A partir d'avril, les captures d'adultes au piège MacPhail deviennent nombreuses et augmentent rapidement en mai.

Parmi les facteurs précédents, ceux qui portent la principale responsabilité de cette recrudescence des populations sont l'apparition d'une dernière génération et l'éclosion échelonnée des pupes hivernantes.

Ce dernier facteur mérite un intérêt particulier sur le plan de la lutte insecticide. Celle-ci est en effet généralement pratiquée à titre préventif contre les adultes en juin et son déclenchement doit être subordonné au terme des éclosions de pupes.

L'étude des populations de pupes hivernantes intéresse enfin les possibilités d'utiliser parasites ou prédateurs de ce stade.

[1] Ce travail a été réalisé dans le cadre du Projet des Nations Unies UNDP/SF/FAO/GRE — 69/525.

Les premiers travaux sur les populations de pupes hivernantes ont été réalisés au Centre de Recherches de Chania à partir de novembre 1973, sur 2 olivettes. La 1re, en bordure de la baie de Souda, a été utilisée pour les observations de terrain. La seconde, à Chrissopigi, sur le domaine de la Station, a hébergé les travaux expérimentaux.

## Méthodologie

Les données de base ont été recueillies en capturant par piégeage les adultes qui émergent du sol. Les olives des arbres sous lesquels on fait les observations sont d'abord entièrement récoltées avant la pose des pièges, pour qu'aucun enfouissement ne puisse plus avoir lieu.

En échelonnant ce protocole de capture sur le cours de l'hiver, on obtient par différence la durée de pupaison des larves qui se sont enfouies entre 2 mises en place des pièges. L'hiver 1973 a été scindé en 5 séries de contrôle, du 29 novembre 1973 au 24 avril 1974.

Les pièges étaient relevés 2 fois par semaine et les observations ont été poursuivies jusqu'à fin octobre 1974.

Les conditions matérielles n'ont malheureusement pas toujours permis d'utiliser le même nombre d'arbres pour chaque série. En particulier, pour la dernière, il ne restait plus qu'un seul arbre susceptible de réaliser un essai correct, la chute des fruits ayant été assez rapide sur cette parcelle. Le tableau ci-dessous donne le détail :

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Récolte et début de piégeage le | | | 29.11.73..... | 5 | arbres |
| — | — | — | 17.01.74..... | 3 | — |
| — | — | — | 20.02.74..... | 4 | — |
| — | — | — | 13.03.74..... | 5 | — |
| — | — | — | 24.04.74..... | 1 | — |

Pour contrôler l'influence possible du piège sur le sol : rôle de tampon vis-à-vis des facteurs climatiques, modification de la végétation herbacée, 4 pièges ont été utilisés sous chaque arbre et un seul était fixe. Les 3 autres étaient changés de place chaque semaine. On n'a pratiquement pas observé de différences et les résultats sont regroupés pour les 4 pièges.

Le piège lui-même a été construit suivant une forme conique (fig. 1). Une armature constituée de 3 fers à béton, ∅ 6 millimètres, supporte 2 bagues supérieures au diamètre de 5 centimètres, et un cerceau inférieur de 52 centimètres de diamètre (21 décimètres carré de surface au sol). Les 3 fers s'enfoncent enfin verticalement de 5 centimètres dans le sol pour maintenir le piège. Le tout est recouvert d'une toile moustiquaire en fibre de verre plastifiée à mailles de 1 millimètre. L'orifice supérieur est coiffé d'un piège MacPhail appâté au phosphate d'ammonium, 20 grammes par litre. Une éponge synthétique assure l'étanchéité entre celui-ci et les 2 bagues supérieures.

### *Contrôles expérimentaux*

Parallèlement, sur la parcelle de Chrissopigi, 2 séries d'enfouissements artificiels ont été réalisés sous oliviers traités depuis septembre et récoltés fin octobre. En

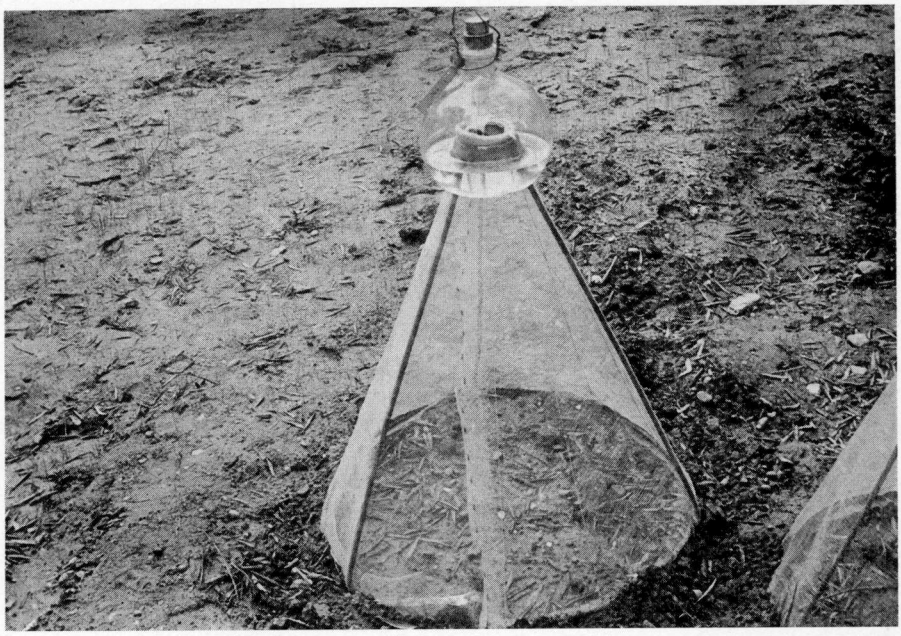


FIG. 1. — *Le piège.*

FIG. 2. — *Le dispositif d'enfouissement.*

principe, le sol ne contenait donc pas de pupes. La 1re série a été réalisée dans la dernière semaine de janvier 1974 et la seconde pendant la 2e semaine d'avril.

Les enfouissements étaient effectués à partir de fruits infestés récoltés dans le voisinage. Les fruits étaient divisés en 2 lots. Le premier lot était posé directement sur le sol pendant 24 heures, laissant latitude aux larves mûres de quitter le fruit et de s'enfouir. Le second lot, en général moitié en poids du précédent, était posé à son côté, mais avec un plateau de récolte intermédiaire. Cela permettait de compter le nombre de pupes formées, pour les contrôles ultérieurs de mortalité. Ces dernières pupes étaient enfin enfouies manuellement dans le sol, entre 5 et 10 centimètres de profondeur.

Les surfaces de sol ainsi contaminées étaient ensuite recouvertes par le même piège que précédemment (fig. 2).

Les températures du sol à 5 et 10 centimètres ont été enregistrées à partir de janvier 1974 à Chrissopigi. La figure 3 résume pour la profondeur de 10 centimètres les données obtenues, celles-ci étant regroupées par moyenne portant sur 2 jours consécutifs. La moyenne à 5 centimètres de profondeur est pratiquement la même que la précédente, la différence de niveau ne jouant que sur les écarts de minima et maxima.

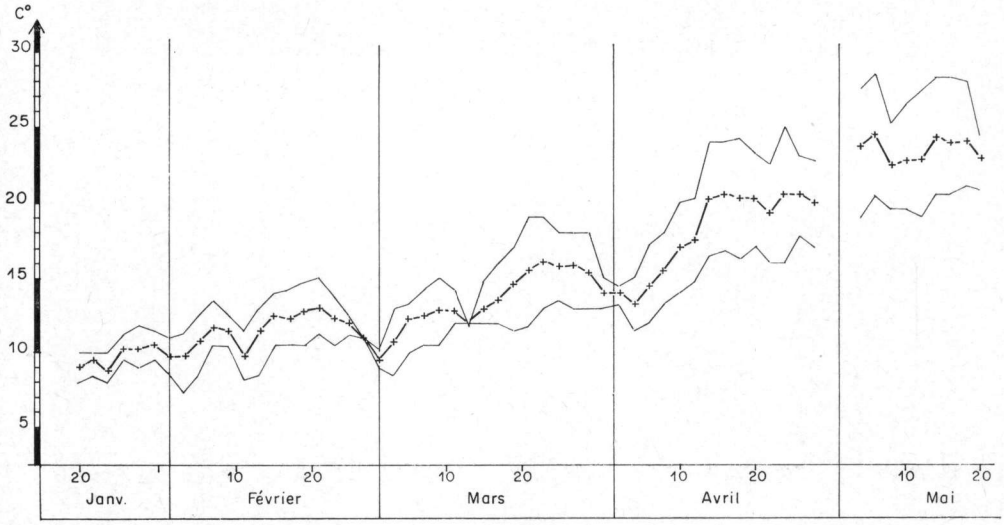



FIG. 3. — *Température au sol à 10 cm de profondeur.* Chrissopigi 1974
*Minima, maxima, moyenne par planimétrie. Les données sont regroupées par séries de 2 jours consécutifs.*

## Résultats

### *Station de Souda*

Les résultats sont reportés sur les figures 4 et 5. Le 1er graphique indique pour les 5 séries mises en observation les indications fournies par les pièges, avec en ordonnée le nombre de mouches recueillies par piège et par semaine. D'une série à la suivante, on obtient ainsi par différence les émergences liées aux enfouissements qui ont eu lieu dans la période intermédiaire.

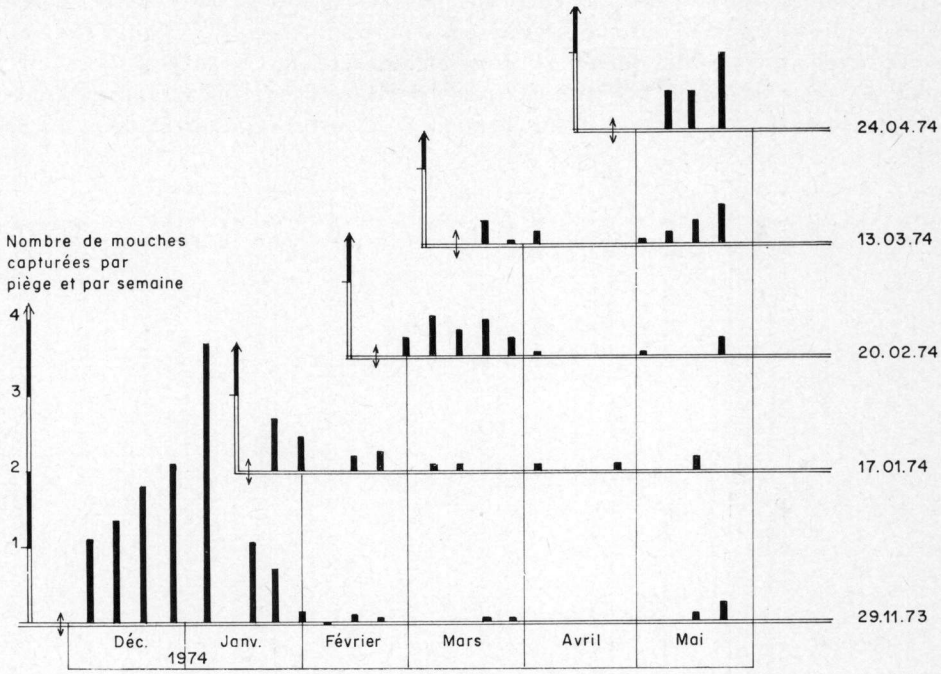



FIG. 4. — *Piège au sol. Souda, novembre* 1973 *à mai* 1974.

Cinq séries d'observations. Récolte de l'arbre et début du piégeage sont indiqués par la flèche. La date exacte est rapportée à l'extrémité des abscisses.

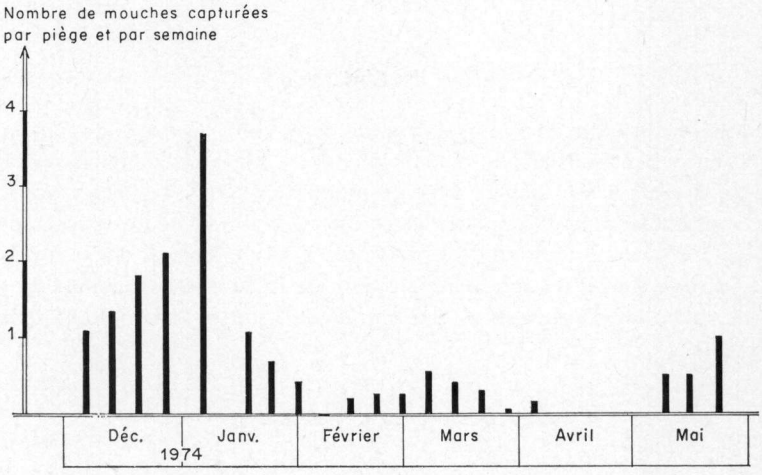



FIG. 5. — *Piège au sol. Souda, novembre* 1973 *à mai* 1974.

Les données de la figure 4 sont regroupées, chacune des 5 séries d'observations étant prise en compte pour l'intervalle de temps qui la concerne.

Le graphique de la figure 5 est construit à partir du précédent pour figurer l'émergence totale, telle qu'on l'aurait observée sous un arbre non récolté. Chaque série est relayée par la suivante dès que celle-ci entre en observation.

Enfin, pour faciliter les interprétations, on a porté sur la figure 6 les résultats d'analyses de fruits tombés et récoltés sur filets, sous des arbres voisins de ceux où on effectuait les piégeages.

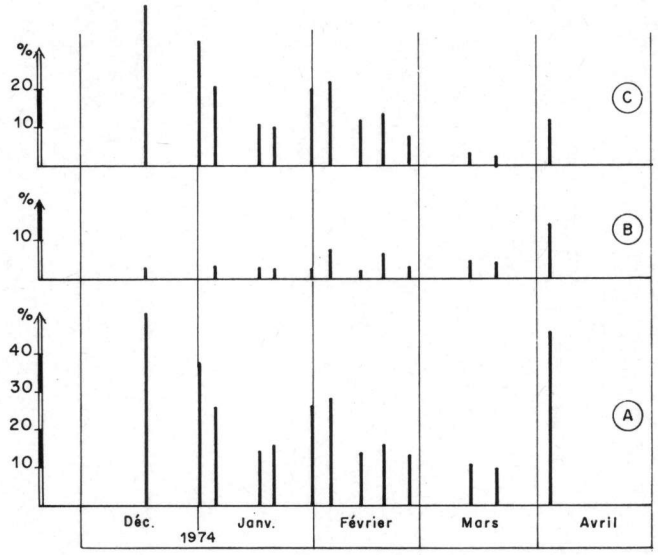



FIG. 6. — *Taux d'attaque sur fruits tombés. Souda, décembre* 1973 *à avril* 1974.

A. Taux de piqûres.
B. Larves mûres présentes dans les fruits (p. 100).
C. Trous de sortie (p. 100).

*Station de Chrissopigi*

Les données des enfouissements expérimentaux sont résumées dans le tableau 1.

Pour les enfouissements effectués du 29 janvier au 3 février, les éclosions se regroupent entre le 28 mars et le 10 avril, avec un mode au 3 avril. Toutefois, pour un petit lot de 27 pupes enfouies le 30 janvier, les éclosions n'ont eu lieu que le 17 avril.

Pour les 3 enfouissements réalisés du 7 au 16 avril, les éclosions se regroupent également entre le 2 et le 12 mai. Compte tenu de la brièveté du temps d'évolution, des écarts de quelques jours peuvent être significatifs, on a donc détaillé les résultats pour cette série.

## Discussion et conclusions

### 1. — *Possibilités de diapause hivernale*

Le résultat le plus intéressant apparaît à la lecture du graphique de la figure 4. Les pupes enfouies à l'approche de l'hiver éclosent pour la plus grande partie en jan-

TABLEAU 1

*Enfouissements du* 29.01 *au* 3.02.74

| Date d'éclosion | Enfouissements naturels Nb estimé de pupes 144 | Enfouissements manuels Nb réel de pupes 62 |
|---|---|---|
| 28.03.74 | 2 | 0 |
| 31.03 | 9 | 5 |
| 3.04 | 9 | 8 |
| 5.04 | 9 | 2 |
| 10.04 | 2 | 0 |
| 17.04 | 1 | 2 |
| | 32 | 17 |
| | soit 22 p. 100 | soit 27 p. 100 |

*Enfouissement du* 7.04.74

| Date d'éclosion | Enfouissement naturel Nb estimé de pupes 81 | Enfouissement manuel Nb réel de pupes 81 |
|---|---|---|
| 2.05.74 | 3 | 0 |
| 5.05 | 1 | 24 |
| 8.05 | 13 | 4 |
| 10.05 | 3 | 0 |
| 12.05 | 1 | 0 |
| | 21 | 28 |
| | soit 26 p. 100 | soit 35 p. 100 |

*Enfouissement du* 10.04.74

| Date d'éclosion | Enfouissement naturel Nb estimé de pupes 88 | Enfouissement manuel Nb réel de pupes 22 |
|---|---|---|
| 2.05.74 | 10 | 0 |
| 5.05 | 1 | 5 |
| 8.05 | 6 | 0 |
| | 17 | 5 |
| | soit 19 p. 100 | soit 24 p. 100 |

*Enfouissement du* 16.04.74

| Date d'éclosion | Enfouissement naturel Nb estimé de pupes 94 | Enfouissement manuel Nb réel de pupes 31 |
|---|---|---|
| 5.05.74 | 6 | 0 |
| 8.05 | 1 | 1 |
| 12.05 | 2 | 0 |
| | 9 | 1 |
| | soit 10 p. 100 | soit 3 p. 100 |

vier et une seconde série d'éclosions se manifeste en mai. Ce hiatus se retrouve plus ou moins nettement jusqu'à la série mise en observation le 13 mars et ce n'est qu'avec la dernière série d'avril qu'on peut parler de l'éclosion d'une génération de printemps.

On est ainsi confronté à l'existence d'un phénomène de diapause ou quiescence facultative qui permet à une partie de la population automnale d'hiverner à l'état de pupe jusqu'au printemps.

Le phénomène ayant été observé pour la 1re fois fera l'objet d'études ultérieures. Un certain nombre d'éléments de discussion sont toutefois fournis par les résultats expérimentaux des enfouissements contrôlés.

### 2. — *Durée d'évolution des pupes*

Les 2 séries d'enfouissements expérimentaux effectués à Chrissopigi pourraient se résumer ainsi :

— la série de fin janvier a éclos après 62 jours passés dans un sol à la température moyenne de 12°6 ;

— celles d'avril, si on les regroupe, ont éclos après 26 jours passés à une température moyenne de 21°.

Compte tenu d'un zéro de développement de 7° pour le stade pupe (Manikas, 1974), cela correspondrait à un nombre de « degrés-jours » de 346 pour la première série et de 366 pour la seconde, ce qui est une convergence satisfaisante.

Ces données correspondent bien aussi à celles de Manikas (tabl. 23) qui indique des évolutions moyennes de 74 jours pour les pupes enfouies en janvier, 56 jours pour les pupes enfouies en février, 43 jours pour mars et enfin 25 pour avril.

Il reste que — dans le détail — un certain nombre de déviations intéressantes ont été observées.

Parmi les enfouissements de janvier on a déjà signalé qu'un lot avait pris un retard d'environ 15 jours sur les autres ; ce qui n'est pas négligeable. Les conditions expérimentales étant homogènes, c'est l'origine du lot qui doit être prise en justification. C'est-à-dire les fruits-hôtes ou encore les conditions de développement larvaire.

De même la durée d'évolution des différents lots d'avril varie de 30 à 21 jours bien que toutes les pupes des 3 lots aient été soumises aux mêmes températures pendant ces 3 semaines. L'argument peut être trouvé dans la température du sol au moment de l'enfouissement naturel des larves : respectivement 14°5, 17° et 21°. Mais on note par ailleurs que l'évolution des pupes formées à l'air libre et enfouies manuellement n'est pas radicalement différente de leurs homologues ayant évolué dans le sol. Plutôt donc que de voir les conditions de pupaison prévaloir, on revient à l'origine des lots. On avait été effectivement obligé d'aller chercher des fruits infestés dans différentes stations d'altitude — plus ou moins tardives quant à l'évolution de la récolte.

Une corrélation entre les conditions d'évolution larvaire et la durée de pupaison semble donc constituer une hypothèse de travail correcte.

En ce qui concerne l'induction possible d'une diapause celle-ci apparaîtrait pour une partie des larves qui se nymphosent en octobre-novembre c'est-à-dire au cours de la période où s'effectue également une autre dichotomie : celle qui sépare les larves qui vont pupéfier dans le fruit de celles qui vont quitter le fruit pour aller pupéfier dans

le sol. Les raisons de ce changement de comportement sont également à déterminer mais là encore le degré de maturité du fruit ou plus généralement le milieu d'évolution larvaire viennent à l'esprit comme facteur responsable.

### 3. — *Mortalité*

Les enfouissements expérimentaux de Chrissopigi conduisent à estimer la mortalité dans le sol, qu'elle soit due aux facteurs climatiques ou aux prédateurs, à environ 75 à 80 p. 100, ce d'après les 3 premiers tableaux pour les enfouissements naturels.

Une mortalité inférieure de 5 à 10 p. 100 est observée dans les enfouissements manuels, ce qui correspond probablement à la période d'enfouissement elle-même, avec les aléas qu'elle comporte : recherche d'un site, nymphose réussie. Les observations directes ont d'ailleurs montré que les larves sorties du fruit pouvaient rester 24 heures à la surface du sol sans s'enfouir, que ce soit l'action du froid ou du changement de milieu en général. L'enfouissement manuel des pupes évite bien sûr ces causes de mortalité.

Enfin, le dernier enfouissement a été soumis à une mortalité nettement plus élevée que précédemment : 90 et 97 p. 100. Il faut probablement y voir l'influence de la température au sol pendant la journée du 16 avril. En effet, à 5 centimètres de profondeur on a relevé 29° pour le maximum et plus de 2 heures d'enregistrement au-dessus de 28°. La température critique de 31° (Manikas, p. 66, § 10) a certainement été atteinte ce jour-là en surface.

La mortalité dans les contrôles faits à Souda n'a pu être appréciée directement, mais un ordre de grandeur peut être établi en comparant nos résultats à ceux de Laudeho *et al.* (sous presse) sur l'île d'Aghistri.

A Souda, dans la série mise en observation le 29.11.73, on a obtenu au total 251 éclosions pour 20 pièges, soit 60 mouches au mètre carré, provenant des pupes qui s'étaient enfouies jusqu'à fin novembre. Dans le même temps (22.10 au 26.11) Laudeho extrayait 418 pupes au mètre carré.

Le taux de mortalité qui s'établit à partir de cette comparaison est de 86 p. 100, ce qui rejoint les résultats expérimentaux de Chrissopigi

### 4. — *Dynamique des populations*

Si on compare enfin les figures 5 et 6, en mettant en correspondance les attaques sur fruits et les éclosions d'adultes qui en découlent par la suite, en suivant l'ordre chronologique, les éléments dont on dispose pour comprendre la survie hivernale de *Dacus* se résument ainsi :

En partant du mois d'octobre où se situe l'activité maximale de la population de *Dacus* : activité de ponte et développement larvaire sur une population de fruits également à son maximum de réceptivité il se constitue un 1er stock de pupes au sol dont la plus grande partie va évoluer normalement avec un nombre de degrés-jours de l'ordre de 350, et une partie va entrer en diapause. Nos résultats donnent un ordre de grandeur de 5 à 10 p. 100 pour cette fraction, ce, mortalité comprise, et celle-ci est évidemment supérieure pour les pupes qui auront à passer l'hiver.

A l'entrée de l'hiver, en décembre-janvier, on assiste ainsi à l'éclosion en nombre d'une population d'adultes qui pourra hiverner dans de bonnes conditions : Manikas

(l.c., p. 66, § 16) cite l'intervalle de température 10-14° comme le plus favorable à la longévité.

Ces adultes, comme on l'a contrôlé par ailleurs sont capables de reprendre leur activité dès que la température extérieure atteint 19° pendant quelques heures.

Pendant l'hiver lui-même, la population larvaire reste à un niveau faible : 3 p. 100 environ de larves mûres en permanence, taux qu'on retrouve en mars pour les trous de sortie. On doit ici faire attention au fait que les relevés effectués concernent les fruits tombés, où les traces d'anciennes attaques sont souvent indiscernables des attaques en cours.

C'est la raison pour laquelle les résultats obtenus à Souda dans la série mise en observation le 13 mars sont interprétés comme une fluctuation d'échantillonnage en ce qui concerne l'accroissement des éclosions en mai, plutôt que comme une reprise notable des attaques.

Parallèlement à cette évolution larvaire hivernale, il y a formation à un rythme faible de nouvelles pupes. Celles-ci éclosent dans les délais normaux, sans qu'on puisse déceler de contribution au stock de pupes en diapause.

La reprise des attaques devient patente au début avril.

Avec la remontée rapide de la température, l'activité des adultes devient normale. La génération éclose en décembre-janvier et ayant hiverné, va attaquer les derniers fruits pendants qui vont être rapidement entièrement infestés. Souvent même, ceux-ci hébergent deux larves en évolution sous l'effet de la pression de population.

Cette dernière génération de larves et pupes va éclore en mai, s'ajoutant à la population issue des pupes en diapause.

L'ensemble constitue le stock d'adultes qui aura pour charge de reprendre le cycle avec la saison fructifère suivante.

Sur le plan pratique, ces travaux ont été conduits en zone côtière. Dès qu'on aborde des stations d'altitude, les relevés d'adultes par piégeage aérien montrent que la population continue de croître en juin-juillet, signe d'éclosions plus tardives. En outre, hors des olivettes commerciales, l'oléastre devient fréquent et cet hôte naturel n'est pas à négliger, compte tenu de la persistance de ses fruits.

Tous ces facteurs doivent être pris en compte dans l'établissement d'une stratégie de lutte préventive.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Summary

Over-wintering of *Dacus oleae* Gmel. in pupal stage

Over-wintering of *Dacus oleae* Gmel in the pupal stage has been studied in the Chania area (Island of Krete).

From soil-trapping, we can conclude that late autumn pupae may go through their evolution following a « days-degree » constant of about 350, but a percentage enters into diapause and emerges in May.

Winter mortality has been estimated at about 80 p. 100.

In the suitable conditions found in this area, a last generation occurs on late commercial fruits which are still unharvested and on wild oleaster trees. This April generation contributes with diapausing pupae to built the population having in charge a new annual cycle.

## Références bibliographiques

ARAMBOURG Y., PRALAVORIO R., 1970. Survie hivernale de *Dacus oleae* Gmel. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2**, 659-662.

LAUDEHO Y., LIAROPOULOS C., LOUSKAS C. 1975. Etude du stade pupal de *Dacus oleae* Gmel. au niveau du sol. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7** (2), 265-268.

MANIKAS G., 1974. A contribution to the biology and ecology of *Dacus oleae* Gmel. (*Diptera, Tephritidae*). Thèse, 102 p., Athènes.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 299-311.

# Mortality in *Dacus oleae* (Gmelin) through infection with *Pseudomonas putida*

G. E. HANIOTAKIS et N. AVTZIS

*Department of Biology, « Democritos » N.R.C.*
*Aghia Paraskevi Attikis, Greece*

## Summary

From a diseased laboratory colony of *Dacus oleae* (Gmelin) at « Democritos » N.R.C. 12 bacterial isolates were obtained, all of which were tested for their pathogenicity on *D. oleae* adults through oral infection. *Pseudomonas putida* induced high mortality starting 3-4 days from infection. *P. putida* was further tested for its pathogenicity on the immature stages of the same insect. *Bacillus cereus*, *Serratia marcescens* and a non-pathogenic *Staphylococcus* of the genus *Sercina* were also identified.

## Introduction

The role of microorganisms, especially that of bacteria and fungi, as a limiting factor in rearing olive fruit flies on artificial diets became evident with the synthesis of the first successful artificial diet (Hagen *et al.*, 1963). The above authors reported that one or more species of bacteria found in the sites of normal symbiotes can greatly influence fecundity by shortening the longevity of adult *Dacus oleae*. They also suggested that these bacteria make their original entry in the larvae from contaminated eggs. The suppression of microorganisms to more or less acceptable levels in the small experimental laboratory colony at « Democritos » N.R.C. has been achieved in the larval stage by the addition of various preservatives (nipagin, potassium sorbate, potassium propionate) and by regulating the pH of media to 3.8-4.0 with HCl. In the adult stage the antibiotics streptomycin or kanamycin (Kantrexil) are added to the diet. Eggs are also put into weak solutions of sodium benzoate or propionic acid for a 24-hour period before use.

Despite the above measures, outbreaks of what appears to be the same disease are common. The disease is epizootic in character and its obvious effect is the high mortality rate of all insect stages. A characteristic *post mortem* discoloration and decomposition of larvae culminates in a dark brown sack of cuticle containing the liquified internal organs. Pupae turn black and adults have black, swollen abdomens with extruded ovipositors in females.

The purpose of the present work was to isolate the pathogenic microorganism(s) (isolation was restricted to bacteria), to study its (their) lethal effect on the various stages of *D. oleae*, to test its (their) sensitivity to various antibiotics so that the most effective can be used for suppression of the disease, and finally to study the effect of various factors on disease expression and intensity so that procedures of disease suppression or prevention can be established in the process of insect rearing.

## Materials and methods

### *Rearing of* D. oleae

Insects used in these experiments were obtained from a laboratory colony maintained on artificial diets (Tsitsipis, 1975).

### *Isolation and culturing of bacteria*

Recently dead *D. oleae* larvae or adults during the expression of an epizootic in the laboratory were surface sterilized in acetone and macerated in sterile saline (0.9 p. 100 NaCl). Loopfuls of macerate were inoculated on nutrient agar plates (water 1 000 millilitres ; soy hydrolysate, enzymatic, Nutritional Biochemical Corp., 16 grammes ; Bacto, nutrient broth, dehydrated, DIFCO, 8 grammes ; agar-agar pulverized, E. Merck Ag-Darmstadt, 16 grammes) and incubated at 30 °C under aerobic conditions. Based on colony characteristics and direct microscopic examination, various bacterial isolates were obtained and further purified by re-isolation. Identification of the isolates was done by the Pasteur Institute in Paris.

### *Pathogenicity tests*

*Inoculum.*

Bacterial isolates were grown on nutrient agar plates for a few days. The cells were suspended unwashed in sterile saline and the relative concentration of cells/millilitre of suspension was determined by spectrophotometric methods (Junior Spectrophotometer, Coleman Instruments Corp.). The spectrophotometer was operating at the 450 wavelength and the light absorption value of the suspension was regulated by dilution to 0.5.

*Adult feeding.*

The inoculum was added to liquid adult diet, containing no antibiotics, at the rates of 1, 5 and 10 p. 100. The flies were kept in screen cages with a glass front (Hagen *et al.*, 1963), 30 or 15 centimètres cubic, or in glass vials 10 centimètres long and 3 centimètres in diameter covered with cheese cloth. Two insect pairs were placed in the vials, 5, 10 or 20 pairs in the small cages, and 20 pairs in the large cages. Bacterial suspensions were prepared at the start of each experiment and kept in the refrigerator for later use. Food and water were replaced twice per week. Insects in glass vials were provided

with water by means of a cotton cylinder about 2 centimètres long inside plastic tubing of the same length. Dead insects were counted and removed daily for 6 weeks.

*Larva feeding.*

One millilitre of inoculum was either spread with a camel-hair brush on the surface of about 50 grammes of larval media (Tzanakakis, 1971) contained in a standard-sized petri dish, or mixed with the same. Fifty eggs or larvae of the 1st, 2nd or 3rd instar were transferred to each dish. Petri dishes were incubated at 25 °C and RH 60-70 p. 100. For each dish the eggs hatched, the pupae produced and the adults emerged were counted.

*Egg and pupae contamination.*

To test the possibility of infection of the insect during the egg or pupal stages, 24 hours old eggs and 24 hours or 10-day old pupae were dipped in the inoculum. Eggs were kept on filter paper soaked in 0.02 p. 100 sodium benzoate for the first 24 hours after laying. After dipping, eggs were transferred to larval media for further development. Hatchability of eggs, number of pupae and number of adults emerged were counted.

*Sensitivity of bacteria to various antibiotics*

Bacto-Unidisks (DIFCO Laboratories) of medium concentration were used.

## Results and discussion

*Bacterial isolates and their pathogenicity to* D. oleae *adults*

Examination of recently dead larvae from a laboratory *D. oleae* colony during a high mortality period in the summer of 1971 revealed the presence of 12 isolates of bacteria. *Pseudomonas putida* was the predominant bacterium in all the lots of insects examined. *Bacillus cereus* was also present in relatively smaller numbers. No attempt was made to identify the remaining isolates which were not consistently recovered from all larvae examined. In a preliminary experiment the ability of all bacterial isolates to induce high mortality in *D. oleae* was examined. Induced mortality was first tested in adults due to difficulties in conducting the same tests on larvae (great variations in efficiency of larval media). Also the fact that high mortality in larvae, pupae and adults appeared simultaneously in the colony raised the suspicion that the same pathogen(s) might be responsible in all stages.

Tests on 6 of the 12 isolates showed mortality rates higher than observed in controls and these 6 were tested again. Table 1 shows the results. These tests were conducted in large (30 centimètres cubic) cages, with 20 newly emerged insect pairs in each. The concentration of inoculum in the diet was 10 p. 100.

*P. putida* induced high mortality in adult female flies. Deaths started 3-4 days from the introduction of the contaminated diet. Mortality of males, although higher than that

TABLE I

*Cumulative mortality of adult* D. oleae *offered diet contaminated with seven different bacterial isolates during a 6 week period. Means of 4 replicates*

| Bacterial Isolate | Percent mortality | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Females | | | | | | Males | | | | | |
| | Weeks | | | | | | Weeks | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| *Pseudomonas putida* | 30.00$^{a}$ * | 78.75$^{a}$ | 92.50$^{a}$ | 97.50$^{a}$ | 97.50$^{a}$ | 97.50$^{a}$ | 5.00 | 8.75 | 16.25 | 26.25 | 33.75 | 43.75 |
| *Bacillus cereus* | 0.00$^{c}$ | 16.25$^{b}$ | 40.00$^{b}$ | 62.50$^{b}$ | 77.50$^{ab}$ | 80.00$^{ab}$ | 1.25 | 2.50 | 7.50 | 10.00 | 18.75 | 35.00 |
| No. 3 | 1.25$^{bc}$ | 20.00$^{b}$ | 37.50$^{b}$ | 47.50$^{bc}$ | 60.00$^{bc}$ | 63.75$^{bc}$ | 1.25 | 5.00 | 8.75 | 13.75 | 26.25 | 28.75 |
| No. 4 | 3.75$^{b}$ | 20.00$^{b}$ | 32.50$^{bc}$ | 40.00$^{bcd}$ | 58.75$^{bc}$ | 75.00$^{abc}$ | 2.50 | 5.00 | 6.25 | 6.25 | 17.50 | 21.25 |
| No. 5 | 0.00$^{c}$ | 1.25$^{b}$ | 1.25$^{c}$ | 1.25$^{e}$ | 5.00$^{d}$ | 8.75$^{d}$ | 3.75 | 5.00 | 5.00 | 6.25 | 7.50 | 8.75 |
| No. 6 | 0.00$^{c}$ | 5.00$^{b}$ | 8.75$^{bc}$ | 12.50$^{de}$ | 20.20$^{d}$ | 28.75$^{d}$ | 1.25 | 2.50 | 3.75 | 3.75 | 5.00 | 5.00 |
| Control | 2.50$^{bc}$ | 3.75$^{b}$ | 7.50$^{bc}$ | 17.50$^{cde}$ | 27.50$^{cd}$ | 35.00$^{cd}$ | 1.25 | 2.50 | 3.75 | 7.50 | 8.75 | 13.75 |

* Means within columns with same letters are not significantly different (Duncan's multiple range test, p = 5 p. 100). The Arcin square root transformation was applied to the percentages observed prior to the statistical test.

induced by other isolates was not as high as in females. According to Hagen *et al.* (1963), bacterial growth in the bacterial pockets of the ovipositor can be so great that it causes blockage of the ovipositor. Oviposition and excretion are thus prevented, resulting in premature death of the female. Although the mechanism of pathogenicity of this microorganism has not yet been investigated for *D. oleae*, it appears that mortality cannot be explained by mechanical action alone. Examination of insects which died after infection revealed the presence of the same microorganism in high concentrations. Examination of apparently healthy adult flies of the laboratory colony during periods of high mortality showed that *P. putida* was present in smaller concentrations than in dead insects. Any speculations on the reasons for low male fly mortality would be premature before studying the mechanism of pathogenicity of this microorganism in *D. oleae*.

In the spring of 1973 during a period of increased adult mortality, although not as high as that observed during the usual outbreaks of epizootics, recently dead adults were examined and the two most abundant microorganisms present were identified as *Serratia marcescens* and a non-pathogenic *Staphylococcus* of the genus *Sarcina*, in that order of abundance. *Serratia marcescens* was tested for its pathogenicity on adult olive flies, infested orally, and the mortality rate was found to be not significantly greater than that of the control during a 6-week period. A 10 p. 100 concentration of inoculum was used in the diet.

### *Pathogenicity of* P. putida *on immature stages of* D. oleae

The pathogenicity of *P. putida* on eggs, larvae and pupae was also tested. Table 2 shows the effects of *P. putida* on the hatchability of eggs, pupation and adult emergence

TABLE 2

*Effect of* P. putida *on hatchability of eggs, pupation, and adult emergence of* D. oleae *when eggs (E) or larval media (LM) were contaminated. Means of* 3 *(Exp. No.* 1), 20 *(Exp. No.* 5) *and* 10 *(Exp. Nos.* 2, 3, 4, 6) *replicates.* 50 *eggs or larvae per dish except Experiment No.* 1 *where* 100 *eggs were placed*

| Exp. No. | p. 100 of Eggs Hatched | | | Pupae Produced p. 100 of Hatched Eggs | | | Adults Emerged p. 100 of Hatched Eggs | | | Adults Emerged p. 100 of Pupae | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | E | LM | Con. | E | LM | Con. | E | LM | Con. | E | LM | Con. |
| 1 + ..... | — | — | — | — | 18.7 * | 28.0 * | — | 12.7 | 20.2 | — | 65.9 | 72.6 |
| 2 + ..... | — | — | — | — | 10.2 * | 18.8 * | — | 5.8 | 12.6 | — | 56.9 | 67.0 |
| 3 ..... | 46.4 | 39.4 | 23.4 | 16.4 | 12.2 | 23.9 | 16.4 | 12.2 | 8.5 | 39.5 | 25.0 | 35.7 |
| 4 ..... | 83.3 | 84.0 | 93.8 | 51.4 | 47.1 | 55.4 | — | — | — | — | — | — |
| 5 ..... | 66.3[a] | 58.2[b] | 70.4[a] | 3.9[a] | 1.7[a] | 7.8[b] | 3.9[a] | 1.7[a] | 5.3[b] | 26.9 | 60.0 | 67.3 |
| 6 ..... | 86.5 | 90.4 | 85.6 | 45.4 | 30.8 | 33.6 | 12.5 | 8.8 | 15.4 | 27.6 | 28.0 | 45.8 |

+ In experiments Nos. 1 and 2 hatchability of eggs was not counted and the means represent percentages of total number of eggs in the appropriate columns.

* Significantly different, Student's t test, p = 5 p. 100. Means followed by same letters not significantly different, Duncan's Multiple Range test, p = 5 p. 100. Before statistical analysis the Arcin square root transformation of the percentages was applied to the observed numbers.

when eggs were dipped in bacterial suspension or when the larval media were contaminated. Due to a high degree of variability in the replicates of each experiment, significant differences were not revealed among means of all experiments. The trends, however, indicate that : 1) *P. putida* does not have a large or constant effect on hatchability of eggs which are dipped at the age of 24 hours or less in bacterial suspension, or which are placed at the same age on contaminated larval media ; 2) The numbers of pupae produced were constantly higher in controls than in either treatment, and also were constantly higher in the case of dipped eggs than in that of contaminated media ; 3) The numbers of adults emerged expressed as p. 100 of hatched or total number of eggs were in all experiments except No. 3 higher in the controls than in either treatment, and again in contamination of larval media, which produced consistantly fewer adults than in the case of egg dipping ; 4) The numbers of adults produced expressed as p. 100 of pupae were consistantly higher in the controls, except in experiment No. 3, than in either treatment, while in comparison of the two treatments, no constant trend is shown.

It appears that contamination in the egg stage through dipping cannot be established which will be expressed either in hatchability of eggs or in mortality of subsequent stages. The differences between this method of treatment and the controls are probably due to contamination of the media or of the hatched larvae. In conclusion, it can be stated that the effect of *P. putidae* present in the egg or larval stages of *D. oleae* under the conditions of the present experiments is not great. This means either that the pathogen which causes the high mortality in the laboratory colony is a different one, possibly *B. cereus*, or that *P. putida* acts in combination with other microorganism(s). It could also mean, however, that the pathogenicity of *P. putida* cannot be expressed under the conditions given here.

Adult mortality of insects reared as larvae on contaminated media was found to be normal.

Larvae transferred at the 2nd or 3rd stages to contaminated larval diet pupated and emerged as adults the same as in controls.

Pupae 1 or 9 days old dipped in bacterial suspension produced adults at the rate of 68.7 p. 100 and 71.6 p. 100 respectively, as compared with the control, which had an emergence rate of 72.6 p. 100. Emergence, therefore, was not affected by dipping of pupae.

### *Factors affecting pathogenicity of* P. putida *on* D. oleae *adults*

*Concentration of inoculum.*

Three concentrations of inoculum were tested, i.e., 1 p. 100, 5 p. 100 and 10 p. 100 in the adult diet. Tests were conducted in glass vials to reduce possible contamination from the environment. Two insect pairs per vial, 24 hours old or less, were used. Figure 1 shows cumulative mortality curves of females and figure 2 shows that of males.

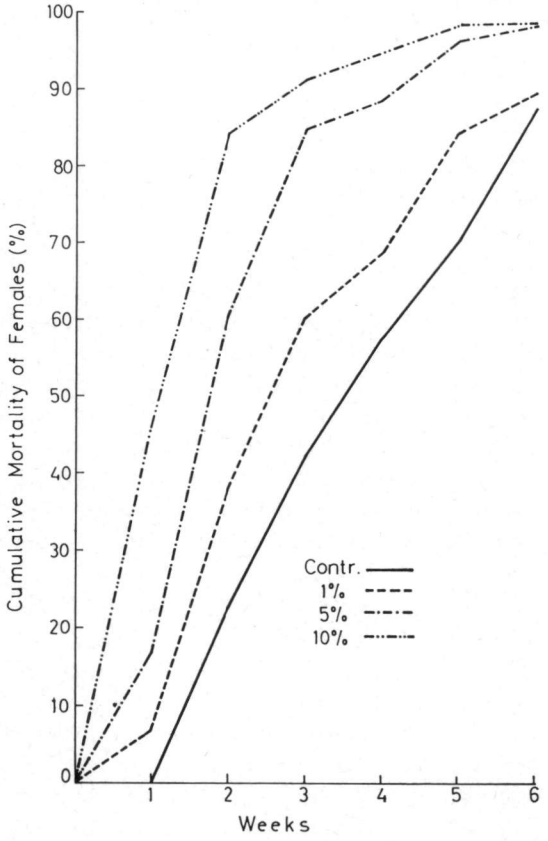



FIG. 1. — *Cumulative mortality curves of adult female* D. oleae *flies fed with three concentrations of* P. putida *cells. Means of 30 replicates.*

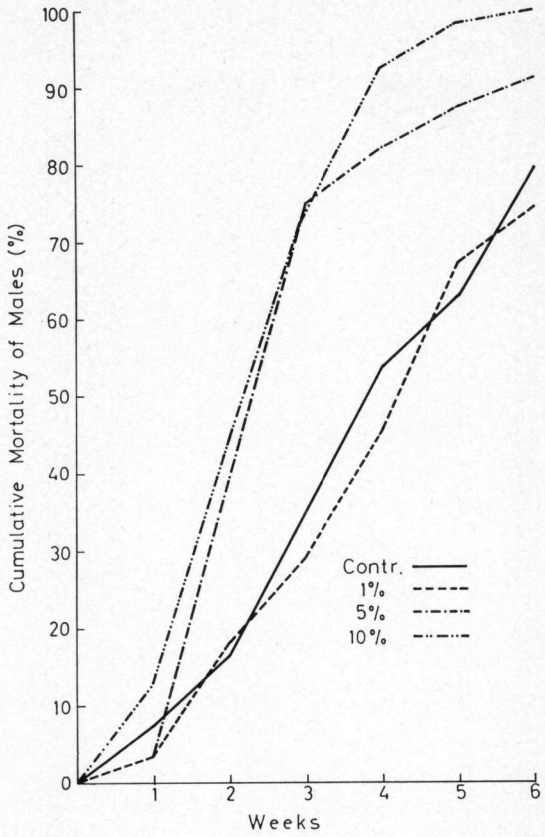



FIG. 2. — *Cumulative mortality curves of adult male* D. oleae *flies fed with three concentrations of* P. putida *cells. Means of* 30 *replicates.*

As was expected, higher concentrations induced higher mortality rates. The 1 p. 100 concentration, however, had no effect on male mortality. Control mortality was higher in these tests than in tests conducted in screen cages.

*Number of meals with contaminated diet.*

Recently emerged adults were offered contaminated liquid diet (10 p. 100 inoculum) for 1, 3 and 5 days, after which period they were given clean diet without antibiotics. Tests were conducted in small screen cages with 5 insect pairs each. Figures 3 and 4 show mortality of males and females respectively. No great differences in insect mortality were observed between insects offered contaminated diet for the above time periods.

When the pathogen was added to both liquid diet and water the mortality rate did not increase as compared to contamination of diet alone.

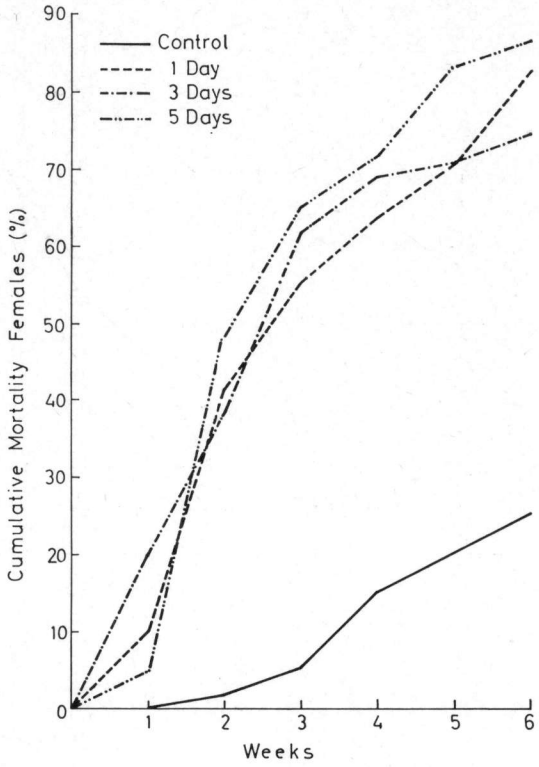



FIG. 3. — *Cumulative mortality curves of adult female* Dacus oleae *flies offered contaminated liquid diet for different periods of time. Means of* 12 *replicates.*

*Crowding conditions.*

Everyday laboratory practices have shown that adult mortality of *D. oleae*, especially that of males, is greatly increased when they are kept in cages under crowding conditions (more than 200 insects in a 30 centimètres cubic screen cage). In the present experiment the effect of population density in a cage in combination with the presence of the pathogenic microorganism, *P. putida*, on the mortality of the adult flies was tested.

In two different experiments, conducted at different times, due to equipment and labor limitations, a concentration of 10 p. 100 inoculum in liquid diet was offered to insects kept in small screen cages, 5 and 10 pairs in each, for each experiment. Figures 5 and 6 show the results of these experiments. Female mortality did not increase in cages with 10 insect pairs as compared to that in cages with 5 pairs. Male mortality, however, appears to be affected, since mortality in cages of 10 pairs exceeded the 55 p. 100 level at the 6th week, while in cages of 5 insect pairs, mortality reached the 20 p. 100 level. It should be pointed out that normal female mortality is usually higher than that of males. It may be that production of eggs by females is an extra stress which affects longevity. Increased mortality of males in cages with higher population

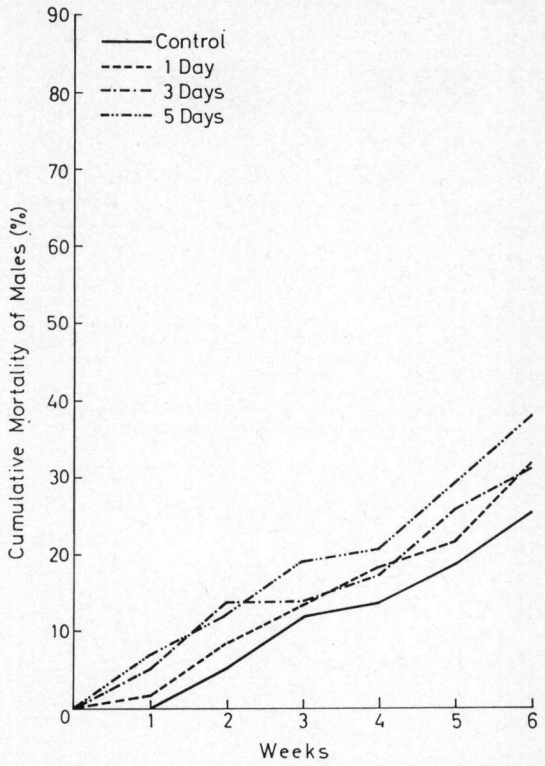



FIG. 4. — *Cumulative mortality curves of adult male* D. oleae *flies offered contaminated liquid diet for different periods of time. Means of* 12 *replicates.*

density could be explained by the fact that males are more aggressive than females and may harm themselves by fighting.

*Sensitivity of* P. putida *to antibiotics and sulfonamides.*

The sensitivity of *P. putida* to 10 antibiotics and 8 sulfonamides was tested. Observations were taken after 24 hours, 4 days and 8 days of bacterial growth. Table 3 shows

TABLE 3

*Sensivity of* P. putida *to various antibiotics and sulfonamides. Observations were taken after* 24 *hours of bacterial growth at a temperature of* 25 °C

| Antibiotics | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Chloro. | Coly. | Erythro. | Kana. | Neomycin | Novo. | Olean. | Pen. | Strepto. | Tetra. |
| — | — | — | +++[a] | +++ | — | — | — | +++ | — |
| — | — | — | (4.5)[b] | (2.0) | — | — | — | (4.0) | — |

TABLE 3 (*suite*)

| Sulfonamides | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| S Diazine | S Merazine | S Thiazole | Trisulfa. | Thio-Sulfil | S Metoxy-pyridazine | Elcosin | Gantrisin |
| + (2.0) | + (2.0) | + (3.0) | — — | + (1.5) | + (1.0) | + (1.0) | + (1.5) |

[a] + = Low inhibition of bacterial growth
++ = Intermediate inhibition of bacterial growth
+++ = Strong inhibition of bacterial growth
[b] Numbers in parenthesis represent the distance in mm from the periphery of the round paper containing the substance tested to the end of the circle in which bacterial growth was inhibited.

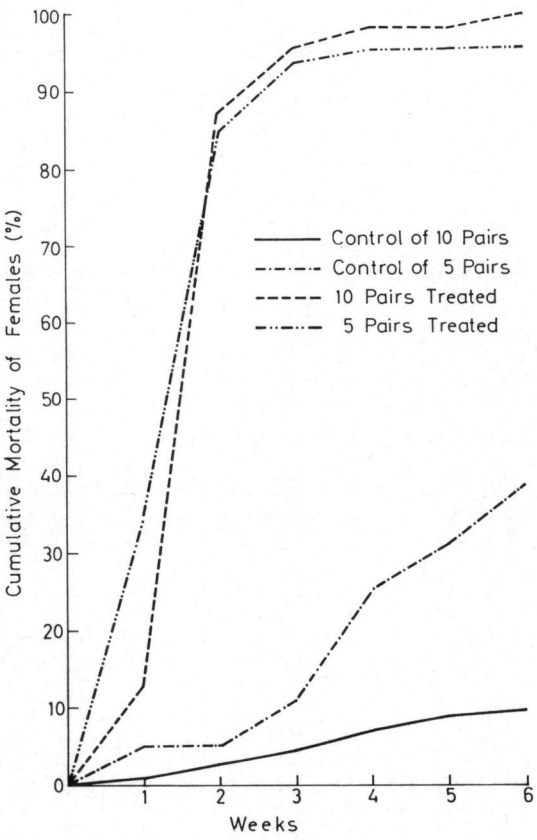



FIG. 5. — *Cumulative mortality curves of adult female* D. oleae *flies offered contaminated diet in screen cages under different crowding conditions. Means of* 12 *replicates.*

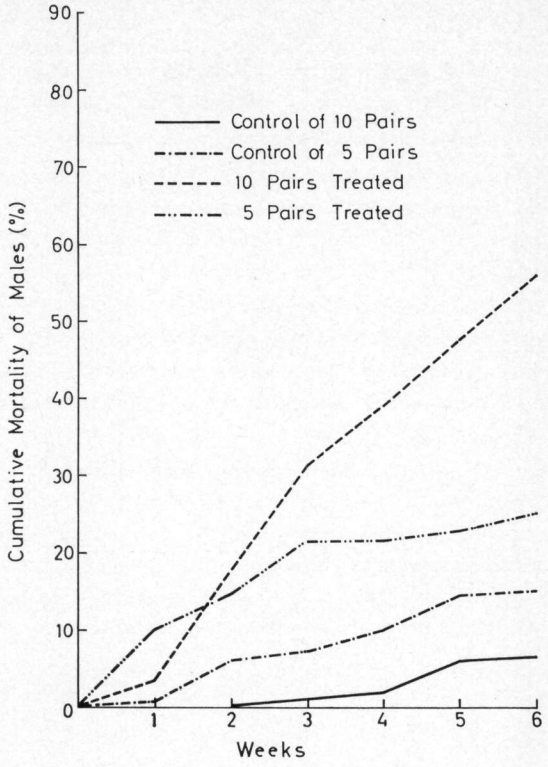



FIG. 6. — *Cumulative mortality curves of adult male* D. oleae *flies offered contaminated diet in screen cages under different crowding conditions. Means of* 12 *replicates.*

the results of the 24 hours observation. Kanamycin, neomycin and streptomycin showed strong inhibitory action. The effectiveness of all these antibiotics, however, diminished gradually, and by the end of the 8th day very little or no effect could be observed. Although the results obtained in these tests on agar plates may not be the same as in the diets, it seems that there is no satisfactory antibiotic for this bacterium for periods longer than 8 days. It should be noted that *P. putida* was isolated from flies which were continuously receiving as adults the antibiotic kanamycin (Kantrexil) with their diet, and so resistant strains to this antibiotic may have developed.

After the findings of these tests, alternation of the antibiotics Kantrexil and streptomycin in the adult diet was adopted as common practice in the laboratory colony. Since then no outbreaks of the usual epizootics have occurred.

The role of the remaining bacterial isolates which were obtained is not known. They may belong to symbiotic species which survive after insect death or they may come from secondary infections.

Yamvrias *et al.* (1970) obtained 37 bacterial cultures from the esophageal diverticulum (cephalic cyst) of wild adult olive flies and their eggs, none of which, according to the authors, belong to the symbiotic flora of the insect.

Mechelany (1972) tested five microorganisms for their pathogenicity on *D. oleae*, both through injection and oral administration. Among these were *Bacillus cereus* and *Serratia marcescens*, both of which were able to induce mortality in *D. oleae* adults. These were also found in our experiments here, but none were found to induce significantly high mortality under the conditions of the experiments.

*P. putida* has been reported previously as a facultative pathogen infecting *Euproctis chrysorrhoea* (Lin.) (Lysenko, 1959) while other species of *Pseudomonas* are well known insect pathogens (*P. aeruginosa*, *P. septica*, *P. fluorescens*, *P. chlororaphis*, *P. reptilivora*, *P. striata* etc.).

*Serratia marcescens* is also a well known insect pathogen (Steinhaus, 1959), and even though the tests conducted here did not give significantly different mortality rates, probably due to increased mortality in the controls, it is rather certain that high mortality observed in the olive fly colony at the time of its isolation was due to this pathogen.

*Bacillus cereus* has frequently been isolated from diseased insects, and there is evidence which suggests that it should be considered as a facultative insect pathogen (Heimpel and Angus, 1963). It is possible that the conditions under which *B. cereus* was tested here did not allow it to show its pathogenic effects of *D. oleae*. It is also possible, however, that the *B. cereus* strain which was found by Mechelany to induce mortality in the olive fly is a different one from that tested here.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Acknowledgments

The authors wish to express their gratitude to Dr. H. de Barjac of the Pasteur Institute of Paris for the identification of the microorganisms and for his valuable bibliographical suggestions on the subject. Thanks are also extended to Dr. Y. Arambourg for making arrangements for the above identifications.

## Résumé

*Mortalité de* Dacus oleae *par infection par* Pseudomonas putida

Douze bactéries ont été isolées dans une colonie de *D. oleae* à l'Institut Democritos ; toutes ont été testées sur des adultes de *D. oleae* par infection orale pour déterminer leur nocuité. *P. putida* induit une haute mortalité débutant 3 à 4 jours après l'infection. *P. putida* a ensuite été testé sur les stades immatures du même insecte. *B. cereus*, *S. marcescens* et un Staphylocoque non pathogène du genre *Sercina* ont également été identifiés.

## References

HAGEN K. S., SANTAS L., TSEKOURAS A., 1963. A technique of culturing the olive fly *Dacus oleae* Gmel. on synthetic media under xenic conditions. *Proc. Symp. Athens*, Apr. 22-26, 1963. I.A.E.A., Vienna, 512 p.

HEIMPEL A. H., ANGUS T. A., 1963. Diseases caused by certain sporeforming bacteria. In : *Insect Pathology*, vol. 2, E. A. Steinhaus. Academic Press, New York 689 p.

LYSENKO O., 1959. Report on diagnosis of bacteria isolated from insects (1954-1958). *Entomophaga*; **4**, 15-22.

MECHELANY E., 1972. *Recherches sur l'action de bactéries entomopathogènes chez les adultes de* Dacus oleae Gmel. *et de* Ceratitis capitata Wied. (*Diptera, Trypetidae*). Ph. D. Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.

STEINHAUS E. A., 1959. *Serratia marcescens* Bizio as an insect pathogen. *Hilgardia*, **28,** 351-380.

TSITSIPIS J. A., 1975. Mass rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmel.) at « Democritos ». *In* : *Fruit Fly Control by the Sterile Insect Technique. Proc. Panel, Vienna*, Nov. 1973. FAO/IAEA, Vienna. STI/PUB/392.

TZANAKAKIS M. E., 1971. Rearing methods fot the olive fruit fly *Dacus oleae* (Gmelin). *Ann. School Agric. For.*, Univ. Thessaloniki (Greece), **14,** 293-326.

YAMVRIAS C. N., PANAGOPOULOS C. G., PSALIDAS P. G., 1970. Preliminary study of the internal bacterial flora of the olive fruit fly (*Dacus oleae*) (Gmelin). *Ann. Inst. Phytopathol. Benaki* N. S., **9,** 201-206.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 313-317.

# Les Trichogrammes. V.b. Survie hivernale de *Trichogramma evanescens* * Westw. souche moldave et découverte de *T. cacoeciæ* Mar. sur pontes d'*Ostrinia nubilalis* ** Hübn. dans les conditions agroclimatiques de l'Alsace.

M. STENGEL *, J. VOEGELE ** et J. W. LEWIS ***

*avec la collaboration de* G. SCHUBERT * et J. SIMON ****.

* *Station de Zoologie, Centre de Recherches de Colmar, I.N.R.A., 68021 Colmar*
** *Station de Zoologie et de Lutte Biologique, Centre de Recherches d'Antibes, I.N.R.A., 06602 Antibes.*
*** *U.S.D.A. A.R.S. Tifton (Georgia) U.S.A.*
**** *Lab. de Recherches de la Chaire de Phytotechnie de l'E.N.S.S.A.A. de Dijon. Centre de Recherches de Dijon, 88 bd de l'Université, 21000 Dijon.*

## Résumé

*Trichogramma evanescens* West. souche moldave a été capable de s'adapter aux conditions agroclimatiques de l'Alsace (Est de la France, vallée du Rhin). Après 2 hivers il a pu parasiter 1 p. 100 des pontes de Pyrale du maïs sur les lieux du lâcher. Cette souche du parasite oophage n'existait pas en Alsace avant 1974, année du lâcher.

*Trichogramma cacoeciae* Mar. a parasité durant l'été 1976 des pontes de Pyrale du maïs dans une parcelle de maïs irriguée et située dans une clairière d'une forêt près de Colmar.

L'examen de nombreuses pontes d'*O. nubilalis* collectées depuis 1965 n'ayant pu déceler la présence de Trichogrammes autochtones en Alsace, l'introduction de *T. evanescens* originaire de Moldavie et adapté sur la Pyrale du Maïs s'est révélée efficace dans le Haut-Rhin à la fois à Niffer en culture sèche et à Algolsheim en culture irriguée (Vœgele *et al.*, 1975). Cette même année un lâcher unique de 6 000 Trichogrammes de la souche moldave a été effectué dans le Bas-Rhin à Dalhunden, secteur à forte infestation de Pyrale (5 chenilles par pied à la récolte).

Il était intéressant de connaître si ce parasite oophage introduit était capable de passer l'hiver, donc de s'acclimater en Alsace et de parasiter les pontes de la Pyrale du maïs l'année suivante. L'arrêt de développement au stade préimaginal chez *T. evanescens* est bien connu et a été mis en évidence dans les conditions de la nature à Antibes (Vœgele, 1976). Tout laissait prévoir qu'une telle hivernation puisse également se réaliser, renforcée, en Alsace. Mais en 1975 malgré le grand nombre de pontes

contrôlées dans chaque secteur de lâcher (plus de 3 000) aucune ponte parasitée n'a pu être observée.

Ce n'est que le 9 juillet 1976, lors d'un contrôle à Dalhunden, que nous avons pu relever une ponte parasitée sur 500 pontes examinées et ceci sur une parcelle voisine de celle où le lâcher avait été effectué en 1974. Il est à noter que nous n'étions pas retournés dans ce village depuis octobre 1975, de ce fait, toute réintroduction accidentelle est exclue. Lors du contrôle fait le 20 juillet nous avons dénombré 0,5 p. 100 de pontes parasitées et le 26 juillet 1 p. 100 de pontes parasitées. Les contrôles ont été faits sur 3 000 pieds de maïs ce qui correspond à 1 500 pontes. Les relevés sont faits de la manière suivante : tous les 4 rangs et 10 mètres sur le rang on contrôle 10 pieds de maïs. La parcelle où ces pontes ont été dénombrées est la même que celle où les lâchers avaient été faits en 1974. En 1975, cette parcelle avait été semée en blé. Dans les 2 autres secteurs (Algolsheim et Niffer) nous n'avons pas trouvé de pontes parasitées en 1976.

En 1976, nous avons trouvé à Colmar une ponte de Pyrale parasitée au centre d'une parcelle située à 800 mètres du champ dans lequel des lâchers de Trichogrammes avaient été faits en 1975. Il y a beaucoup de chance que les Trichogrammes qui ont parasité cette ponte aient hiverné à Colmar. Aucun lâcher n'a été fait à Colmar en 1976.

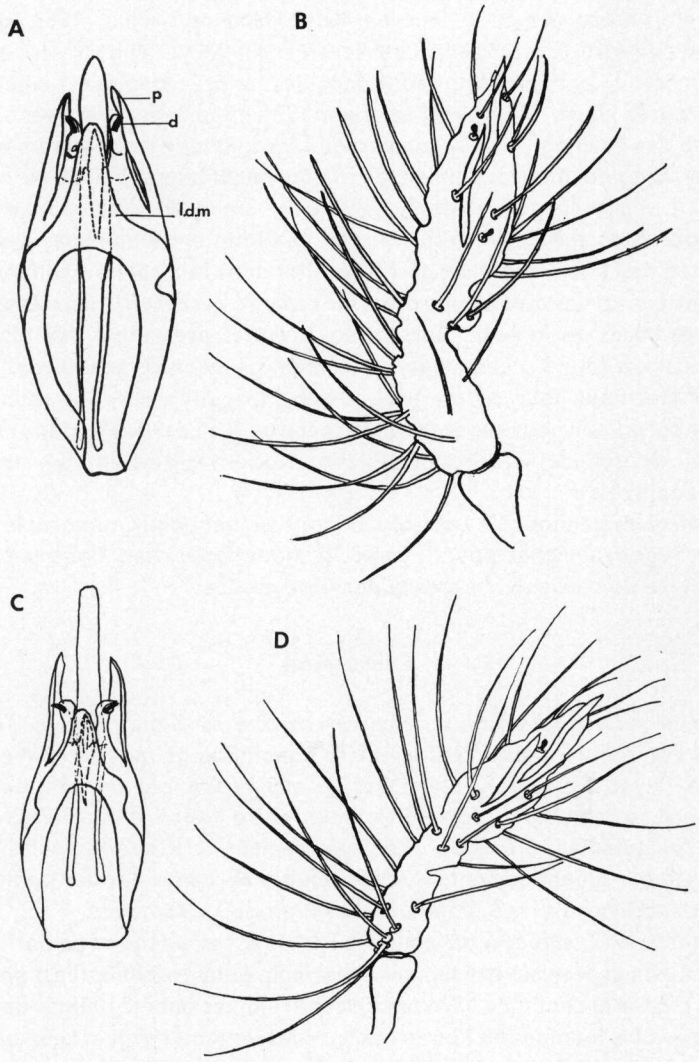
D'autre part, en 1975, nous avons fait des lâchers dans une parcelle de maïs située dans une clairière de la forêt du Kastenwald (Querceto-Brometum). Cette clairière a été choisie parce qu'elle contient un verger de 4 hectares (pommes, pêches, cerises, prunes) pouvant contenir des hôtes hivernaux éventuels des Trichogrammes. En 1975, la moitié de la clairière était semée en maïs (env. 10 hectares). Toute la parcelle a été protégée contre la Pyrale par des lâchers de *T. evanescens*. Les 2 autres parcelles (6 hectares et 4 hectares) séparées par le verger étaient semées en orge et blé de printemps. En 1976, les parcelles de 6 et 4 hectares ont été semées en maïs. Seule la parcelle de 6 hectares a été protégée par des Trichogrammes. Lors de relevés faits le 9 juillet dans la parcelle non traitée et suivant le même processus que celui cité à Dalhunden, nous avons trouvé 8 pontes parasitées sur 400 pontes de Pyrale. Une nouvelle ponte parasitée fut retrouvée le 28 juillet. Sur cette même parcelle il fut choisi le 27 août 1975, 2 îlots de maïs espacés de 200 mètres dans chacun desquels fut distribué un lot de 20 plaquettes de 200 œufs d'*Ephestia kuehniella* à raison d'une plaquette tous les 3 pieds ; un îlot fut pulvérisé de cyclohexane additionné de kairomones, l'autre de cyclohexane seule. Les kairomones furent produites aux U.S.A. à partir d'écailles d'*Heliothis zea*. Trois œufs parasités furent observés dans l'îlot de maïs pulvérisé avec des kairomones du 3 au 15 septembre. Cette observation démontre la présence de Trichogrammes adultes en fin d'été et la possibilité de ces derniers de se reproduire sur un hôte de substitution.

## Détermination des Trichogrammes trouvés

Les pontes parasitées ont été isolées et les Trichogrammes obtenus ont fait l'objet d'élevages en lignées. Toutes les pontes, sauf 2 du Kastenwald, l'une du 9 juillet et l'autre du 28 juillet, ont donné naissance à des Trichogrammes de forme sombre que l'examen des pièces génitales et de l'antenne mâle nous permet de rattacher à *T. eva-*

*nescens* (Soies antennaires 3 fois plus longues que la plus grande largeur de l'antenne, paramères allongés et lobes latéraux de la lame dorsale présents mais étroits [1]) (fig. C et D). *T. evanescens* a donc été capable de se maintenir durant 2 hivers à Dalhunden et de se multiplier suffisamment pour parasiter 1 p. 100 des pontes de Pyrale environ.

Les 2 autres pontes ont donné naissance à des formes jaune clair, 5 mâles, 3 femelles l'une et 10 mâles, 20 femelles l'autre. Deux espèces de Trichogrammes de




A. Trichogramma cacoeciae *mâle. Genitalia* (X 550)
p : paramère, d : volsella, l.d.m. : lame dorsale de la phallobase.
B. Trichogramma cacoeciae *mâle. Dernier article antennaire* (X 440).
C. Trichogramma evanescens *mâle. Genitalia* (X 550).
D. Trichogramma evanescens *mâle. Dernier lobe antennaire* (X 440).

(1) Terminologie de Pointel (1977).

couleur claire étaient connues en Europe : *T. embryophagum* décrit par Hartif en 1838 sous le nom de *Encyrtus embryophagum*, exclusivement télythoque, et *T. cacoeciae* décrit par Marchal en 1927, télythoque également, mais avec présence rare de mâles. Telenga, 1958, distingue chez cette dernière espèce 3 races *T. cacoecia cacoeciae* bivoltine, spécifique de *Cacoecia rosana*, *T. cacoecia pallida* adaptée aux vergers et *T. cacoecia pini* forestière. Cette classification fut ensuite contestée par Quednau, 1960, qui considère *T. cacoecia pini* et *T. cacoecia cacoeciae* comme 2 races de *T. embryophagum* et *T. cacoecia pallida* comme un écotype de *T. minutum* Riley. Hochmut *et al.*, 1963, à leur tour, accréditent à nouveau *T. cacoecia pini* qui serait *T. pini* Meyer et décrivent une nouvelle espèce *T. cephalciae* qui se distinguerait de toutes les précédentes essentiellement par son oviscapte très court. Nagarkatti *et al.* en 1971 apportent de nouvelles bases à la systématique des Trichogrammes en décrivant les genitalia de plusieurs espèces dont *T. evanescens*. Viggiani la même année décrit également les genitalia à la fois de *T. evanescens*, de *T. embryophagum* et de *T. cephalciae*. Enfin, en 1975, Sougoniaev *et al.* décrivent pour *T. cacoecia* et *T. evanescens* les genitalia et les antennes des mâles.

L'examen des Trichogrammes clairs récoltés dans la forêt du Kastenwald montre que ces parasites ont des genitalia proches de ceux de *T. cephalcia* décrits par Viggiani, mais avec les bords de la lame dorsale concaves et présentant des lobes latéraux nettement distincts (fig. A). Les antennes des mâles sont également identiques à celles décrites par Hochmut pour cette espèce (fig. B). Cependant, le caractère principal reconnu par cet auteur pour séparer cette espèce qu'il a décrite est, dans notre souche, inexistant. L'oviscapte des femelles obtenues au Kastenwald est, en effet, bien développé et dépasse l'épipygium.

Par contre, les genitalia de cette souche sont en tout point comparables avec celles décrites par Sugonyaev *et al.* pour *T. cacoecia*. Nous rapportons donc provisoirement la souche claire du Kastenwald à cette dernière espèce.

## Discussion

La souche moldave de *Trichogramma evanescens* est donc capable d'hiverner en Alsace mais l'on ignore le pourcentage de la population qui peut survivre ni par quel hôte il passe l'hiver. Est-ce par l'œuf d'*Ostrinia nubilalis* ou par un hôte de transition ? La coïncidence au moment du réveil printanier entre l'apparition de l'hôte et celle du parasite reste également à préciser. Le renforcement de la survie peut d'ores et déjà être envisagée par aménagement de zones refuges enrichies par des pontes d'*Ephestia* et rendues attractives à l'aide d'une pulvérisation de kairomones.

La présence de *T. cacoecia* sur ponte de Pyrale est un phénomène particulièrement intéressant. Cette espèce est strictement arboricole et hygrophile. Il est probable qu'à la suite de l'été sec et chaud de 1976 ces Trichogrammes ont été obligés de se déplacer vers des zones plus humides en l'occurrence celles du maïs irrigué. Leur origine forestière semble d'autant plus vraisemblable que les pontes parasitées ont été recueillies en bordure du bois. Une autre particularité à noter est l'abondance des mâles obtenus à partir de ces pontes. Les mâles sont en effet normalement très rares chez *T. cacoecia*. Il est possible que des conditions adverses en particulier la siccité de l'air et les températures élevées favorisent la production de ces mâles.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Summary

*Trichogramma. V.b. Winter survival of* Trichogramma evanescens *Westw. moldavian strain and discovery of* T. cacoeciae *Mar. on egg layings of* Ostrinia nubilalis *Hübn. under the agro-climatic conditions of Alsace.*

*Trichogramma evanescens* Westw. moldavian strain adapted itself to the agro-climatic conditions of Alsace (Eastern France, Rhine valley). After two winters it was able to parasite 1 p. 100 of the egg layings of the european corn borer in the locality in which it was released two years ago. This strain of the oophagus parasite was not found in Alsace before 1974, year of release.

*Trichogramma cacoeciae* Mar. parasited european corn borer egg layings during the summer of 1976 in a irrigated cornfield located in a clearing in a forest near Colmar.


## Références bibliographiques


HOCHMUT R., MARTINEK V., 1963. Beitrag zur Kenntnis der mitteleuropäischen Arten und Rassen der Gattung *Trichogramma* Westw. (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*). *Z. angew. Entom.*, **52,** 255-274.

NAGARKATTI S., NAGARAJA H., 1971. Redescriptions of some knowns pecies of *Trichogramma* (*Hymenoptera Trichogrammatidae*) showing the importance of the male genitalia as a diagnostic character. *Bull. Ent. Res.*, **61,** 13-31.

POINTEL J.-G., 1977. L'appareil génital externe des mâles de Trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae). Etude en microscopie électronique à balayage. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9,** 319-322.

QUEDNAU W., 1960. Uber die Identität der *Trichogramma* Arten und einiger ihrer Oekotypen (*Hymenoptera, Chalcidoidea, Trichogrammatidae*). *Mitt. Biol. Bund. Anst. Ld. Forstw.*, **100,** 11-50.

SUGONYAEV E., SOROKINA A., 1975. Systematica roda *Trichogramma. Zach. Rast.*, **6,** 34-35.

TELENGA N., 1959. Taxonomical and ecological characteristics of species from the genus *Trichogramma* (*Hymenoptera, Chalcidoidea*). *Trans. 1. Int. Conf. Inst. Path. Biol. Contr. Praha*, 1958, 355-360.

TELENGA N., 1959. Taxonomische und ökologische Charakteristik der Gattung *Trichogramma Hymenoptera, Trichogrammatidae. Nauc. Trud. Ukr. Nauc. Issl. Inst. Zasc. Rast.*, **8,** 124-130.

VIGGIANI G., 1971. Ricerche sugli *Hymenoptera Chalcidoidea.* XXVIII. Studio morfologico comparativo dell'armatura genitale esterna maschile dei *Trichogrammatidae. Boll. Labor. Entom-Agraria, Portici*, **29,** 181-222.

VOEGELE J., STENGEL M., SCHUBERT G., DAUMAL J., PIZZOL J., 1975. Les Trichogrammes. V. (a). Premiers résultats sur l'introduction en Alsace sous forme de lâchers saisonniers de l'écotype moldave *Trichogramma evanescens* Westw. contre la Pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* Hübn. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **7,** 535-551.

VOEGELE J., 1976. La diapause et l'hétérogénéité du développement chez les *Aelia* (*Heteroptera, Pentatomidae*) et les Trichogrammes (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **8,** 367-371.

*Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 1977, 9 ( 2 ), 319-342.

# E R R A T U M

## L'appareil génital externe des mâles de Trichogrammes ( *Hym. : Trichogrammatidae* ). Etude en microscopie électronique à balayage

J.-G. POINTEL

*Station de Zoologie*
*Centre national de Recherches Agronomiques, I.N.R.A.,*
*Route de Saint-Cyr, 78000 Versailles*

*Page 319, ligne 1 du titre, lire :* Trichogrammes

*Page 321, § 6, ligne 2, lire :* face ventrale *et non* face dorsale

*Page 332, § 3, ligne 3, à "* valves du pénis *" ajouter :* ( fig. 31 ).

*Page 333, ligne 4, lire :* paramères

*Page 333, § 4, ligne 4, supprimer la virgule entre "* elles *" et "* ont *"*

*Page 334, ligne 2 du titre, lire :* des mâles de Trichogrammatidae et de diverses familles d'Hyménoptères

*Page 338, dernière ligne, colonne Miller, lire :* apodeme

*Page 340, dernière ligne, lire :* Chalastogastres

*Page 342, ligne 8, lire :* 100-Jahrfeier

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 319-342.

# L'appareil génital externe des mâles de trichogrammes *(Hym. : Trichogrammatidae)*. Étude en microscopie électronique à balayage

J.-G. POINTEL

*Station de Zoologie,*
*Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.,*
*Route de Saint-Cyr, 78000 Versailles*

## Résumé

L'auteur a utilisé le microscope électronique à balayage pour étudier la micromorphologie de l'appareil génital externe des mâles de Trichogrammes. Certaines pièces ou parties de pièces sont décrites pour la première fois. Les rapports des pièces entre elles sont précisés. Des hypothèses sur les modalités de leurs fonctionnements pendant l'accouplement sont avancées. La nomenclature proposée par l'auteur est comparée *in fine* aux différentes nomenclatures antérieures à cette note.

## Introduction

Le rôle important que jouent les Trichogrammes dans la lutte biologique n'est plus à démontrer. Toutefois, ce rôle pourrait se développer avec plus de succès encore si la détermination spécifique et précise de ces Hyménoptères Chalcidoidea était possible.

Depuis Westwood qui décrivit *T. evanescens* en 1833, de nombreuses espèces ont été nommées, puis souvent mises en synonymie. Peck *et al.* (1964), par exemple, citent sous le nom de *T. minutum* Ril. un très grand nombre d'espèces qui semblent « différentes biologiquement mais non morphologiquement » et qui sont, suivant les auteurs : *T. embryophagum* Htg., *T. evanescens* Westw., *T. euproctidis* Gir., *T. helocharae* Perkins, *T. intermedium* Howard, *T. minutum* Ril., *T. minutissimum* Packard, *T. odontotae* Howard, *T. pretiosa* Ril.

La systématique des espèces a été basée successivement sur la ciliation alaire (Girault, 1911), sur la forme du phragma (Telenga, 1958), sur la coloration des imagos (Quednau, 1956-1957) enfin sur la morphologie de l'appareil génital externe des mâles.

C'est à Ishii (1941) que l'on doit la première classification des Trichogrammes qui fasse état des genitalia. Celle-ci, très généralement acceptée aujourd'hui, a été reprise par Nagarkatti et Nagaraja (1971-1977) et par Viggiani (1971*b*).

L'appareil génital externe des mâles de Trichogrammes représenté et décrit pour la première fois par Hintzelman (1925) a toujours été examiné suivant la technique classique d'éclaircissage des individus, à la potasse par exemple, et d'observation par transparence au microscope optique. La résolution de cet appareil malheureusement, ne permet pas de donner des images très précises de la structure de certains détails qui, bien que parfois devinés, n'ont pas été exploités complètement de façon systématique.

Des recherches sur l'ultra-structure des Trichogrammes ont été entreprises par Voegele *et al.* (1975) pour la morphologie antennaire et par Daumal (1976) pour quelques aspects de la morphologie générale.

Afin d'aller plus loin encore dans l'analyse de ce groupe et la séparation des espèces, j'ai repris ces recherches au microscope électronique à balayage, au laboratoire de Faunistique écologique du Centre National de Recherches Agronomiques (C.N.R.A.) de l'I.N.R.A. à Versailles. Ces travaux qui portent d'une part, sur la taxinomie du genre *Trichogramma* et d'autre part, sur la micromorphologie des représentants de ce genre, ont été menés concurremment.

L'étude taxinomique est en cours de réalisation. L'étude micromorphologique, en ce qui concerne l'appareil génital externe des mâles de Trichogrammes, sera présentée dans cette première contribution.

## Matériel et méthodes

Les différentes pièces anatomiques décrites ci-après ont été examinées au cours de recherches sur la systématique du genre et les insectes, qui ont été observés *in toto* ou après dissection, ont été fournis par la Station de Zoologie et de Lutte Biologique de l'I.N.R.A. à Antibes.

Les illustrations de cette note se réfèreront donc aux numéros des lignées en élevage dans cette Station, lignées que nous tenterons de nommer dans un prochain article.

La méthode de préparation des échantillons — leur déshydratation entre autres — n'est pas encore totalement au point et sera précisée ultérieurement.

Les échantillons ont été examinés après revêtement au carbone puis à l'or palladium dans le microscope électronique à balayage, modèle JSM-35, du C.N.R.A. à Versailles.

## Description et nomenclature

L'appareil génital externe des mâles de Trichogrammes est placé à la face postéroventrale de l'abdomen et comprend un *édéage* entouré de deux parties qui lui servent de fourreau, une basale, la *phallobase*, et une terminale, composée de plusieurs pièces plus ou moins mobiles (fig. 1 à 4).

La phallobase a l'aspect d'un tube renflé à la partie moyenne, aplati dorsoventralement et ouvert dorsoantérieurement et le plus souvent antérieurement. Cette ouverture (fig. 5) fait communiquer l'appareil génital et la cavité générale. Elle laisse passer entre autres, le canal éjaculateur (ou le *ductus seminis* ?) qui est élas-

tique grâce à sa paroi plissée en ruche ce qui lui permet de s'allonger et de suivre facilement les mouvements de l'édéage lors de l'accouplement (fig. 6).

Une *carène* longitudinale et médiane plus ou moins importante court sur la face ventrale externe et en partie interne et se prolonge postérieurement par une *extension* variable suivant les espèces, en grosseur et en longueur (fig. 7 à 12). Cette dernière a parfois la forme d'une lame ou d'une proue (fig. 13) sur la face interne de la phallobase et quand elle est très forte, montre un sillon médian apical (fig. 10 et 11) qui donne à penser que cette extension est constituée originalement par deux parties plus ou moins soudées par la suite. Dans une lignée et seulement chez quelques individus (fig. 8), on remarque de part et d'autre de l'extension — très réduite dans ce cas — une ou deux dents. Ce caractère semble donc être très variable.

Deux *protubérances ventrales* (fig. 14), situées symétriquement par rapport à la carène médioventrale et plus ou moins proches d'elle et du bord postéroventral de la phallobase présentent, enchassée à leur apex, une formation plus ou moins conique qui serait peut-être une sensille (fig. 15).

La phallobase se prolonge latéralement par deux pièces plus ou moins allongées, les *paramères* (fig. 16), qui ont l'apparence d'une gouttière de plus en plus accusée vers l'extrémité et dont la concavité, plus ou moins élargie, enserre les pièces voisines. Sur leur côté ventral et subapicalement, on observe la plupart du temps un tubercule surmonté d'une excroissance arrondie plus ou moins spinuleuse, la *papillule* (fig. 17). Dans certaines lignées, on distingue sur la face interne et concave des paramères, vers leur extrémité, de très fines épines dont la pointe est orientée vers l'apex du paramère (fig. 18).

Entre ceux-ci et l'extension de la carène médioventrale, prennent place les *volselles* (fig. 7 à 12). Ces pièces ressemblent le plus souvent à des lames plus ou moins allongées et arrondies postérieurement où se trouve très généralement un *tubercule* (fig. 20). Sur leur face ventrale peut se rencontrer également un relief plus ou moins linéaire, la *crête volsellaire*. Enfin, sur le côté externe et apicalement se place une dent plus ou moins cannelée, le *crochet volsellaire* (fig. 20 à 22), orienté vers l'extérieur et qui fait légèrement saillie sur la face dorsale (fig. 24).

Dans le cas de la lignée n° 4, le support du crochet volsellaire a la forme d'une crosse longuement individualisée qui prend son origine sur la face dorsale de la volselle, du côté interne et à sa partie moyenne (fig. 12). Le crochet volsellaire de cette lignée est très fortement cannelé (fig. 19).

La volselle est plus ou moins soudée avec le paramère qui lui est voisin (fig. 16 et 23).

A la partie dorsale, se situe la *lame dorsale* (fig. 25) qui se fixe sur la phallobase à la limite de l'ouverture antérodorsale au même niveau que la suture cuticulaire et membraneuse reliant l'appareil génital à l'abdomen.

Cette lame dorsale est convexe et épouse étroitement à son extrémité postérieure la forme de l'édéage (fig. 29). On observe à sa base des expansions plus ou moins développées suivant les espèces, les *lobes latéraux* (fig. 28). La lame dorsale a déjà été utilisée en systématique et semble présenter par sa forme générale, celles de son extrémité postérieure et de ses lobes latéraux, d'intéressants caractères taxinomiques. Toutefois, il faut remarquer que chez des individus appartenant à la même lignée, le contour postérieur de la lame dorsale est souvent variable (fig. 26 et 27).

L'édéage a l'apparence d'un tube aplati dorsoventralement et fendu postérieurement et longitudinalement sur une courte longueur. Cette fente, ovale à la partie

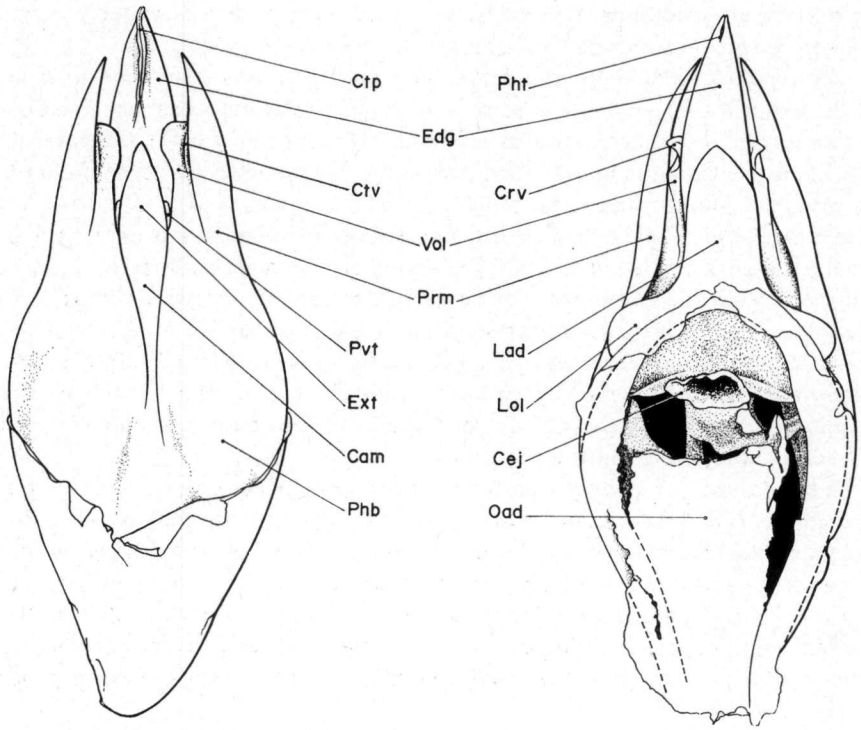



FIG. 1. — *Schéma de la vue ventrale* (lignée n° 53) (× 780).

FIG. 2. — *Schéma de la vue dorsale* (lignée n° 53) (× 756).

(Cej) : Canal éjaculateur
(Cam) : Carène médioventrale
(Crv) : Crochet volsellaire
(Ctp) : Crête péniale
(Ctv) : Crête volsellaire
(Edg) : Edéage
(Ext) : Extension postérieure de la carène médioventrale
(Lad) : Lame dorsale
(Lol) : Lobe latéral de la lame dorsale
(Oad) : Ouverture antérodorsale de la phallobase
(Phb) : Phallobase
(Pht) : Phallotrème
(Prm) : Paramère
(Pvt) : Protubérance ventrale
(Vol) : Volselle.

## PLANCHE I

FIG. 3. — *Vue générale ventrale* (lignée n° 53) (× 780).

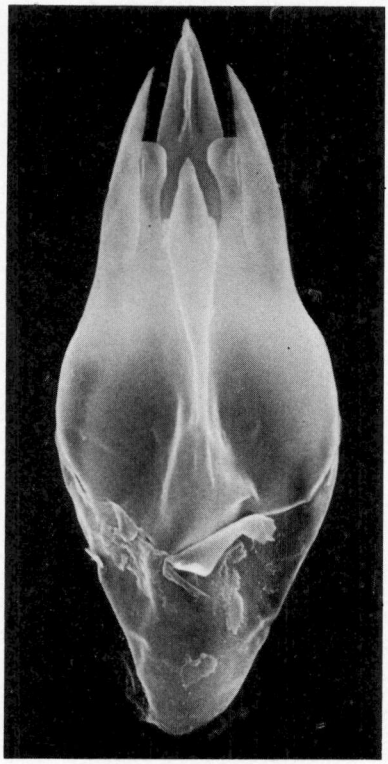
FIG. 4. — *Vue générale dorsale* (lignée n° 53) (× 756).

FIG. 5. — *Ouverture antérodorsale de la phallobase* (lignée n° 28) (× 516).

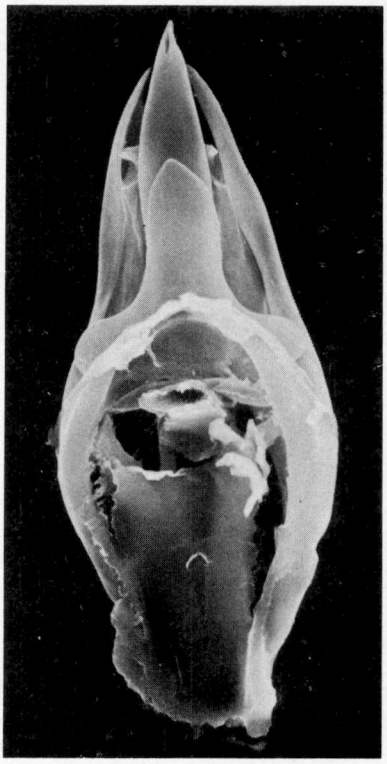
FIG. 6. — *Détail de la paroi du canal éjaculateur* (lignée n° 28) (× 4 320).

FIG. 7. — *Vue de la partie centrale montrant les paramères, les volselles, la carène médioventrale et son extension postérieure, les protubérances ventrales* (lignée n° 7) (× 1 920).

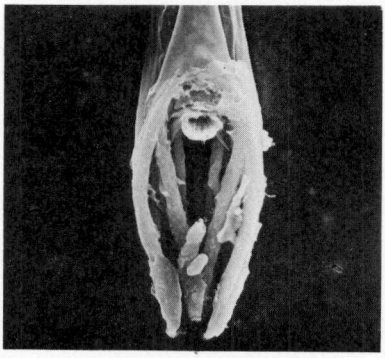
FIG. 8. — *Autre lignée* (n° 18). *De part et d'autre de l'extension très réduite, on peut observer deux dents* (× 1 920).



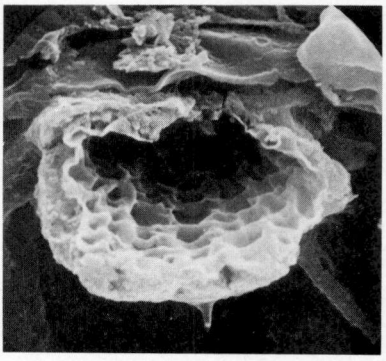
3



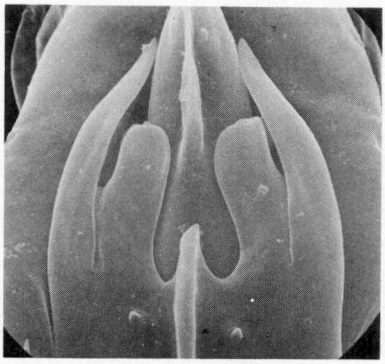
4



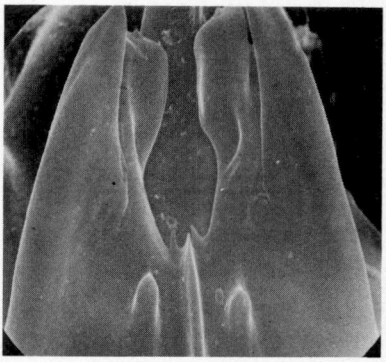
5



6



7



8

## PLANCHE II

FIG. 9. — *Autre lignée* (n° 16) (× 1 920).

FIG. 10. — *Autre lignée* (n° 56). *L'extension postérieure de la carène médioventrale présente un sillon médian et l'une des volselles est pliée vers la partie dorsale* (× 1 920).

FIG. 11. — *Autre lignée* (n° 80) (× 1 920).

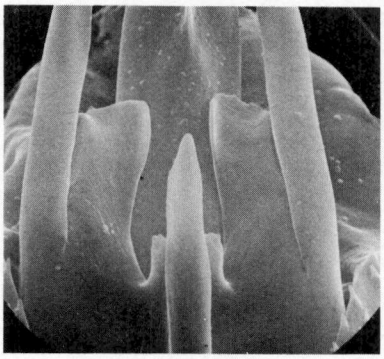
FIG. 12. — *Autre lignée* (n° 4) (× 1 920)

FIG. 13. — *Vue de profil de l'extension postérieure de la carène médioventrale* (lignée n° 35) (× 1 920).

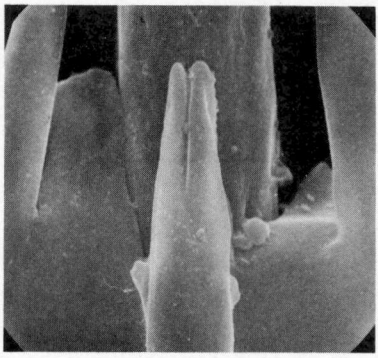
FIG. 14. — *Carène médioventrale et son extension postérieure et de part et d'autre les protubérances ventrales* (lignée n° 16) (× 4 680)

FIG. 15. — *Détail de l'extrémité d'une protubérance* (lignée n° 16) (× 24 000).

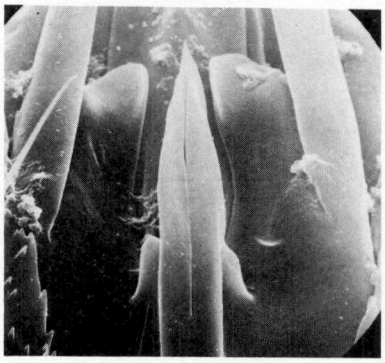
FIG. 16. — *Vue générale dorsale, les paramères étant écartés* (lignée n° 16) (× 516).



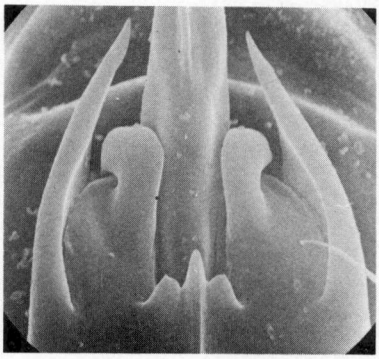
9



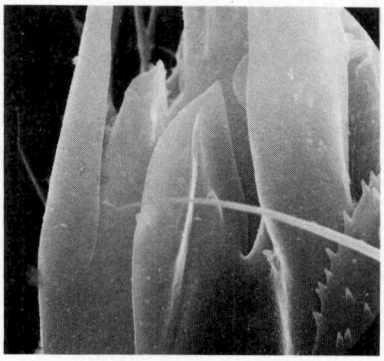
10



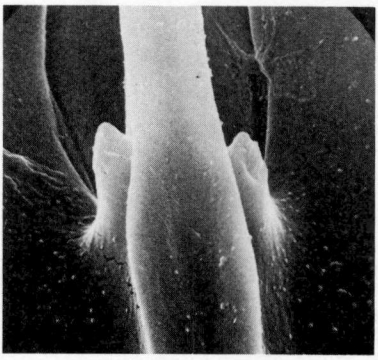
11



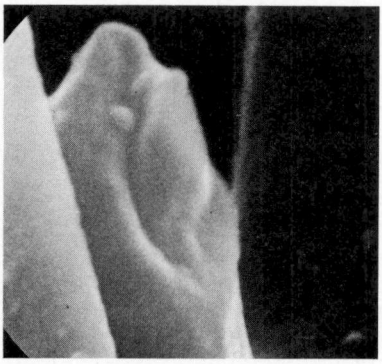
12



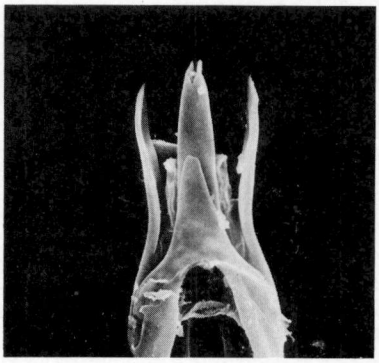
13



14



15



16

## PLANCHE III

FIG. 17. — *Détail de la papillule* (lignée n° 22) (× 4 320).

FIG. 18. — *Détail de la partie interne du paramère* (lignée n° 53). *On remarquera les fines épines orientées vers l'apex du paramère* (× 6 000).

FIG. 19. — *Tubercule et crochet volsellaires* (lignée n° 4) (× 6 000).

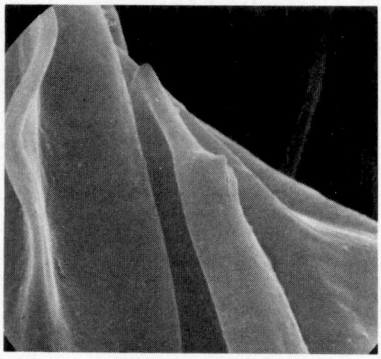
FIG. 20. — *Autre lignée* (n° 16) (× 4 320).

FIG. 21. — *Autre lignée* (n° 40) (× 600).

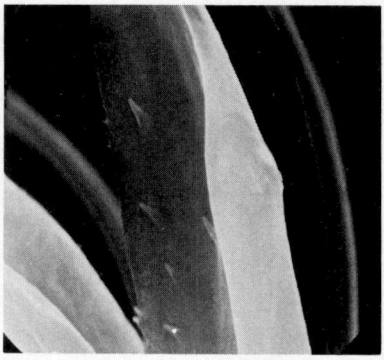
FIG. 22. — *Autre lignée* (n° 14) (× 1 920).

FIG. 23. — *Paramère détaché de la volselle voisine montrant la partie commune* (lignée n° 71) (× 1 920).

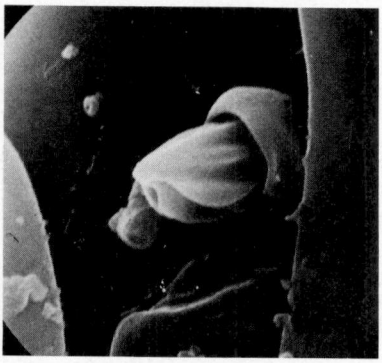
FIG. 24. — *Vue de profil de l'appareil génital* (lignée n° 19). *On peut observer les extrémités des deux crochets volsellaires qui apparaissent à la partie dorsale, un peu au-dessus de la lame dorsale* (× 1 920).



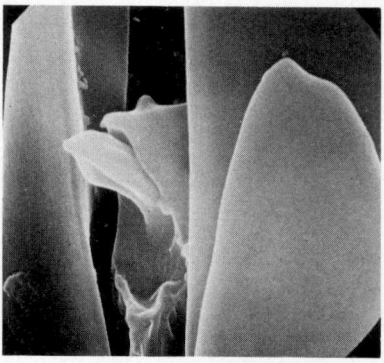
17



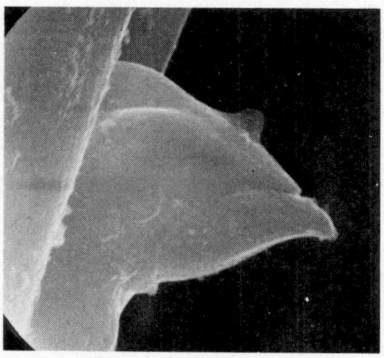
18



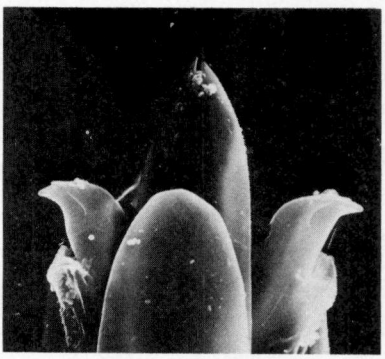
19



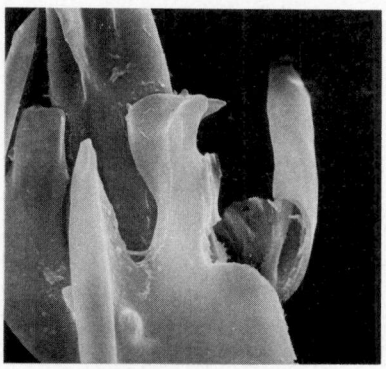
20



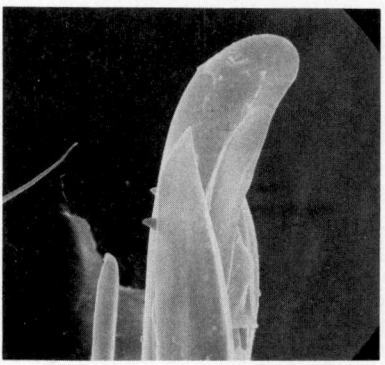
21



22



23



24

## PLANCHE IV

FIG. 25. — *La lame dorsale adhère encore à la phallobase par la suture* (lignée n° 43) (× 516).

FIG. 26. — *Vue dorsale de la lame dorsale* (lignée n° 79) (× 516).

FIG. 27. — *Vue dorsale de la lame dorsale* (lignée n° 79) (× 516)
*On remarquera chez ces deux individus de la même lignée les contours postérieurs différents des deux lames dorsales.*

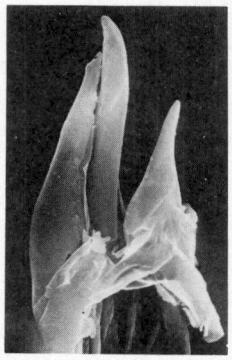
FIG. 28. — *Vue de 3/4 de la lame dorsale et de ses lobes latéraux* (lignée n° 38) (× 516).

FIG. 29. — *Vue de 3/4 de l'appareil génital, la lame dorsale étant séparée de sa base* (lignée n° 40) (× 695).

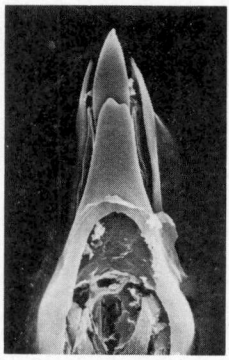
FIG. 30. — *Extrémité dorsale de l'édéage avec la phollotrème et les dents péniales* (lignée n° 38) (× 4 320).

FIG. 31. — *Extrémité dorsale de l'édéage* (lignée n° 109). *Les valves péniales sont écartées ventralement* (× 4 320).

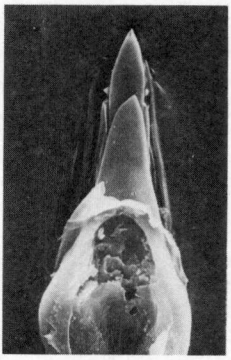
FIG. 32. — *Extrémité ventrale de l'édéage au début de l'écartement des valves péniales* (lignée n° 53) (× 1 920).



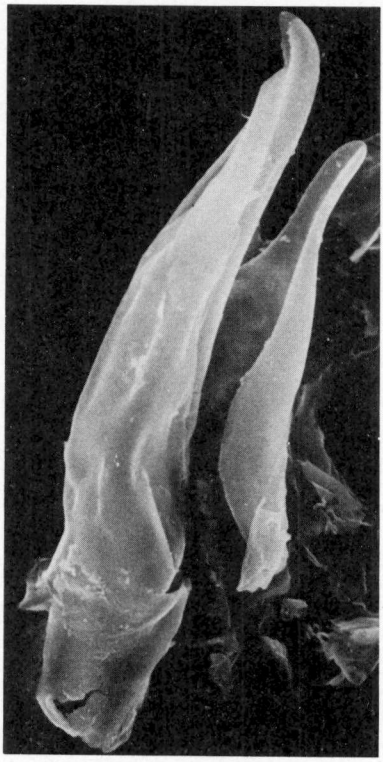
25



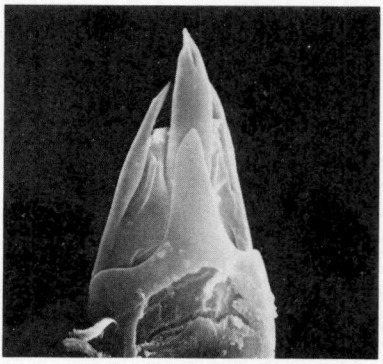
26



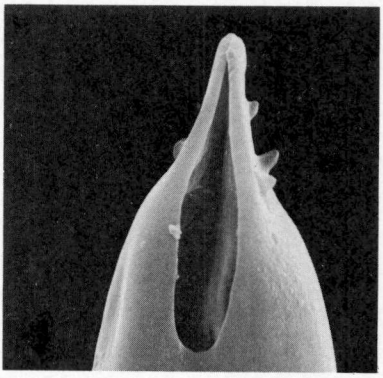
27



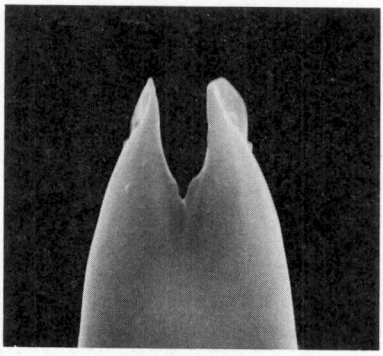
29



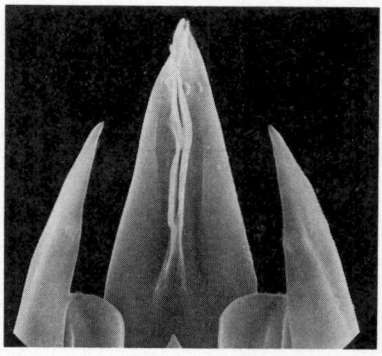
28



30



31



32

## PLANCHE V

FIG. 33. — *Extrémité ventrale de l'édéage tumescent* (lignée n° 41). *Les dents et les papules sont gonflées* (× 4 320).

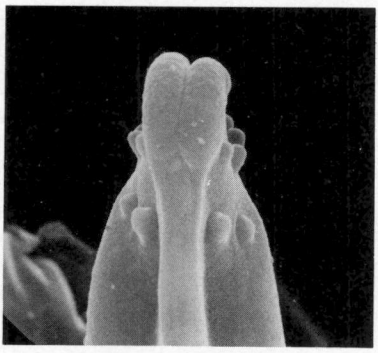
FIG. 34. — *Vue générale de profil de l'appareil génital semi-érigé* (lignée n° 31) (× 540).

FIG. 35. — *Vue générale de la partie postéroventrale de l'abdomen* (lignée n° 50) (× 1 060).

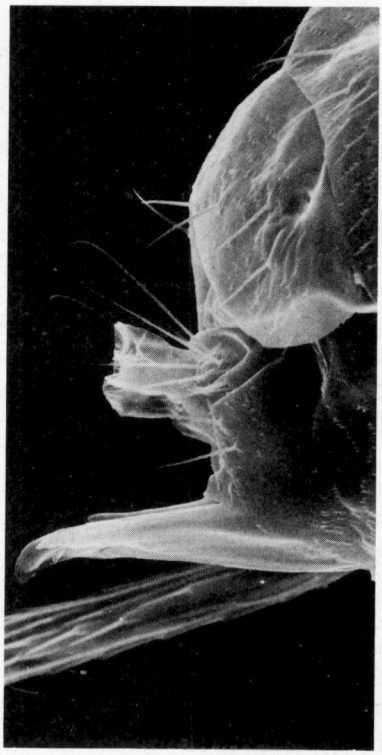
FIG. 36. — *Vue ventrale et centrale de l'appareil génital* (lignée n° 81). *Les volselles pliées encadrent l'édéage* (× 1 920).

FIG. 37. — *Vue dorsale et centrale de l'appareil génital* (lignée n° 56). *L'édéage a basculé sur le côté, soit à la suite des manipulations qu'il a subies lors de la préparation de l'échantillon, les volselles étant déjà pliées, soit avant que ces dernières ne se plient et l'encadrent* (× 516).

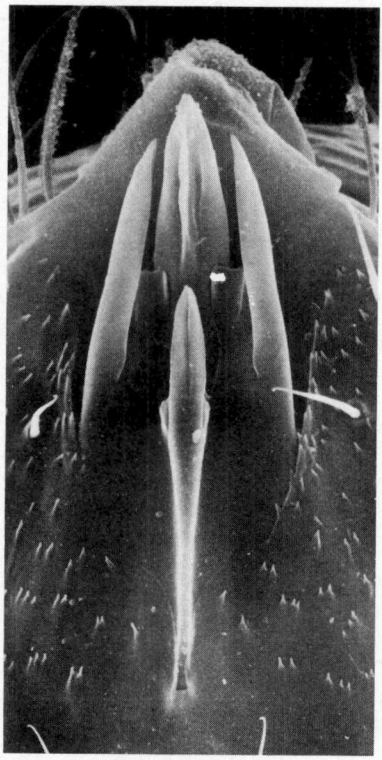
FIG. 38. — *Détail d'une volselle pliée et du crochet volsellaire dirigée vers l'avant* (lignée n° 56) (× 4 320).



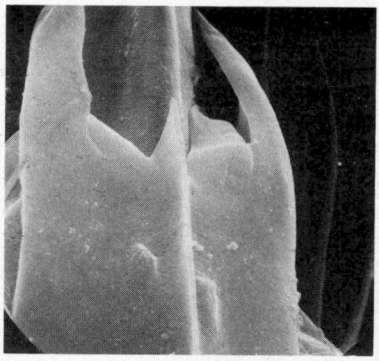
33



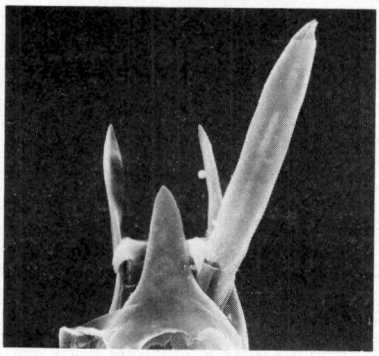
34



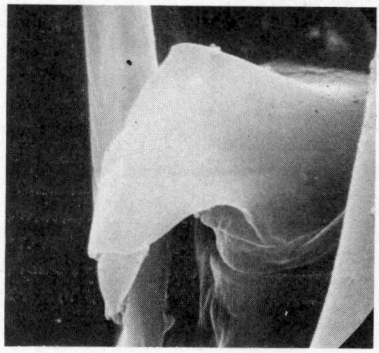
35



36



37



38

dorsale, constitue l'ouverture externe du canal éjaculateur, la *phallotrème* (fig. 30). A la partie ventrale, chaque lèvre de la fente figure un bourrelet dont la réunion forme une *crête* plus ou moins sinueuse et qui est de plus en plus importante vers l'apex (fig. 32).

De part et d'autre de cette crête, se placent très généralement deux microtubercules, les *papules* et trois *dents*. Ces excroissances sont plus ou moins développées. Elles peuvent être réduites en nombre et même ne pas exister. Elles semblent être tumescentes et elles pourraient changer de forme, comme la crête à l'apex de l'édéage, dans certaines circonstances, l'accouplement par exemple (fig. 33).

Les deux parties postérieures de l'édéage, individualisées par la crête ventrale et par la phallotrème dorsale, représentent, probablement, ce que de nombreux auteurs ont appelé les valves du pénis.

Deux longs *apodèmes* linéaires et parallèles prolongent l'édéage antérieurement.

L'édéage, s'il est rectiligne en vue ventrale, dessine des courbes en vue de profil. La plus importante et la plus constante de ces courbures se situe à son extrémité postérieure qui est recourbée vers le bas (fig. 25 et 34).

Une suture membraneuse relie dorsalement l'appareil génital à l'ensemble de la cuticule abdominale, comme on l'a vu précédemment, au niveau de la base externe de la lame dorsale. Elle court latéralement et ventralement à la surface de la phallobase suivant l'intersection de celle-ci avec un plan oblique par rapport à son axe. La partie ventrale de la suture est donc plus antérieure que la partie dorsale (fig. 3 et 4).

Entre les bases internes de la lame dorsale et des différentes pièces ventrales de la phallobase, la membrane qui ferme l'ouverture postérieure de l'appareil génital, est traversée par l'édéage.

## Fonctionnement

Lors de mes observations, je n'ai pas rencontré de couples *in copula* et j'ai remis à plus tard la préparation de ces couples telle que Voegele (1968) l'a décrite sur des Hétéroptères du genre *Aelia*.

La plupart des appareils génitaux étudiés étaient au repos. Il est possible, néanmoins, d'émettre certaines hypothèses, quelques mâles, morts *in erectus*, ayant été observés.

Juste avant l'accouplement, la femelle est agrippée par le mâle qui bascule presque immédiatement en arrière pour accoler la face ventrale de son abdomen à celle de la femelle.

L'appareil génital externe du mâle, généralement plaqué contre la face ventrale de l'abdomen se trouve alors semi-érigé et en position sub-terminale (fig. 34). Il se dégage à cette occasion des lames sternales qui recouvrent normalement la partie basale de la phallobase jusqu'à la carène médioventrale, entièrement visible généralement (fig. 35).

L'extrémité de l'édéage, recourbée vers le bas en position normale, est, pendant l'accouplement, dirigée vers le haut. Cela devrait lui faciliter l'accrochage des voies génitales femelles.

Pendant cette opération, la lame dorsale, également en position inversée, guide l'édéage et l'empêche de basculer vers le bas. Il est même possible qu'elle l'aide à se redresser grâce aux muscles puissants que l'on observe par l'ouverture antérodorsale.

Les paramères sont capables d'exécuter des mouvements latéraux à la suite des modifications de forme subies par la phallobase (fig. 16). En effet, bien que sclérifiée, celle-ci est susceptible de varier de volume, donc d'écarter ou de rapprocher l'extrémité des paramètres. On pourrait comparer cette action, mais à un moindre degré, à celle des ailes qui sont mues par les déformations du thorax sous l'influence des muscles alaires.

L'intromission de l'édéage est donc facilitée par ces mouvements des paramères — des écarteurs —, les trois pièces pénétrant pratiquement en même temps dans les voies femelles et étant suivies de très près par la lame dorsale.

Lorsque la pénétration est complète, les protubérances ventrales pourraient renseigner le mâle de son degré d'avancement par la sensille (?) placée à leur extrémité (fig. 15).

Les volselles entrent alors en jeu. Les auteurs intéressés par ce problème ont pensé qu'elles maintenaient la femelle pendant l'accouplement grâce à leur *fonction de pinces*. Je crois qu'elles jouent effectivement ce rôle, mais d'une façon différente et qu'elles, ont, en fait, un double rôle.

Chez quelques individus j'ai observé, d'abord en vue ventrale puis en vue dorsale, la position que pouvaient prendre à certains moments les volselles. Elles se plient à mi-longueur (fig. 10 et 36), presque à angle droit, tandis que leur extrémité pivote légèrement et que la pointe des crochets volsellaires se dirige vers l'avant, encadrant la lame dorsale. Cette double action aurait pour effet :

1) d'accrocher la phallobase dans les voies femelles du fait des crochets qui sont dirigés vers l'ouverture de ces voies, telle une ancre de marine et non une pince, ces crochets n'ayant pas de vis à vis (fig. 38);

2) de guider l'édéage lorsqu'il sort de la phallobase en l'empêchant d'osciller latéralement (fig. 37).

L'édéage coulisserait donc d'une part entre les volselles qui le guideraient latéralement et, d'autre part, entre la lame dorsale et la face ventrale de l'abdomen de la femelle qui le guideraient dorsoventralement.

Lorsque l'édéage est complètement dévaginé, on peut se demander alors si les dents et les papules péniales et la crête ventrale ne se gonfleraient pas en même temps que les extrémités des deux valves péniales s'écarteraient (fig. 31 et 33). Cette disposition compléterait l'action des volselles et permettrait au mâle de se fixer de deux façons différentes mais complémentaires à la femelle pendant l'accouplement.

Il est également probable que les épines placées à la face interne des paramères (fig. 18) jouent un rôle. Elles pourraient soulager les muscles moteurs de l'édéage (Boulangé, 1924), en bloquant cet organe grâce à la fonction de pinces qu'auraient à ce moment-là les paramères.

## Nomenclature comparée

Cette note se veut surtout descriptive et le fait de nommer une pièce n'implique en rien son origine, sa fonction, ou son homologie avec une pièce de l'appareil génital femelle. Les termes retenus ont été choisis, soit en conformité avec les auteurs pré-

TABLEAU 1

*Nomenclature comparée des pièces génitales des males de Trichogrammatidae et de divers familles d'hymenoptères*

| Nomenclature proposée par l'auteur pour *Trichogramma* | Hintzelman, 1925 *Trichogrammatidae* | Ishhi, 1941 *Trichogrammatidae* | Tseng, 1965 *Trichogrammatidae* | Nagarkatti et Nagaraja, 1968, 1977 *Trichogrammatidae* |
|---|---|---|---|---|
| Phallobase (Phb) | | Sheath | Sheath = Gonobase = Phallobase | Gonobase |
| Ouverture antérodorsale de la phallobase (Oad) | | | | |
| Lame dorsale (Lad) | dritte Anhang | Shape of sheath | Dorsal median process of sheath = spatha | Dorsal expansion of gonobase |
| Lobe latéral de la lame dorsale (Lol) | | | | Lateral lobe |
| Paramère (Prm) | Genitalanhang | Apical lobe of sheath | Lateral lobe of phallobase | Gonoforceps |
| Volselle (Vol) | Drüsenorgan | Clasper | Paramere = Clasper | Chelate structure |
| Crête volsellaire (Ctv) | | | | |
| Crochet volsellaire (Crv) | | Hook | Hook | |
| Carène médioventrale (Cam) | | | Subgenital spiculum | Median chitinized ridge |
| Extension postérieure de la carène médioventrale (Ext) | pfeilförmiges Gebilde | Ventral middle process of sheath | | Median ventral projection |
| Protubérance ventrale (Pvt) | | | | Ventral protuberance |
| Edéage (Edg) | Penis | Penis | Aedeagus | Aedeagus |
| Phallotrème (Pht) | | | | |
| Papule péniale (Ppl) | | | | |
| Apodème pénial (Apl) | | | VP (?) | |

(1) Les termes en russe ont été traduits en français.

| Viggiani, 1971*a*, 1971*b* *Trichogrammatidae* | Pang et Chen, 1974 *Trichogrammatidae* | Ertle et Davis, 1975 *Trichogrammatidae* | Sugonyaev et Sorokina, 1975, 1976 *Trichogrammatidae* (1) | Embleton, 1904 *Chalcididae* |
|---|---|---|---|---|
| Fallobase = Caule | Gonobase | Gonobase | Phallobase | |
| Apertura antero-dorsale della fallobase | | Internal margin of gonobase | | |
| Lobo dorso-medio distale della fallobase | Dorsal expansion of gonobase | Dorsal extension of gonobase | Saillie dorsale de la phallobase | |
| | | | Lobe latéral de la phallobase | |
| Paramero | | Gonoforceps | Paramère | Hooked rod |
| Lamine volsellare | | Chelate structure | Sclérite digital | Hook |
| Carena volsellare | | | | |
| Digito volsellare | | | Epine du sclérite digital | |
| Ispessimento medio-ventrale della fallobase | | Median ventral ridge | | |
| Processo intervolsellare | | Median ventral projection | Saillie ventrale de la phallobase | |
| | | Basolateral projection | | |
| Edeago = Pene | Aedeagus | Aedeagus | Edéage | Penis |
| Fallotrema = Apertura genitale | | | | |
| | | | | Papillae |
| Apodema edeagale | Apodeme | Apodeme of penis valve | Apodème de l'édéage | |

TABLEAU 1 (*suite*)

| | Cushman, 1913 *Ichneumonidae* | Imms, 1916 *Chalcididae* | Crampton, 1919, 1938 *Tenthredinidae* | Grandi, 1922, 1929 *Chalcididae* | James, 1926 *Chalcididae* |
|---|---|---|---|---|---|
| (Phb) | Cardo | Basal portion | Gonocardo | Armatura genitale | Aedeagus sheath |
| (Oad) | | | | | |
| (Lad) | | | | | |
| (Lol) | | | | | |
| (Prm) | Sheath | | Harpago | Processi distali del 10º urite | |
| (Vol) | Basal portion of clasping organ | Clasper | Volsella | Gonapofisi articolate = Processi laminari | |
| (Ctv) | | | | | |
| (Crv) | Clasper | | | | |
| (Cam) | | | | Listerelle pieghevolli mediane | |
| (Ext) | | | | | |
| (Pvt) | | Ventral papillae | | | |
| (Edg) | Penis | Penis | Aedeagus | Pene | Aedeagus |
| (Pht) | | | | Apertura genitale | Genital aperture |
| (Ppl) | | Apical papillae | | | Papillae of aedeagus |
| (Apl) | | Rod-like support | | Processi prossimali del pene | Aedeagus arm |

| Hanna 1934 *Chalcididae* | Peck 1937 *Ichneumonidae* | Pratt, 1939, 1940 *Ichneumonidae* | Dow, 1943 *Sphecidae* | Ross 1945 *Tenthredinidae* | Alam, 1952 *Braconidae* | Domenichini, 1953, 1955 *Chalcidoidea* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Penis sheath | Gonocardo | Basal ring | Basal ring | Gonocardo | Basal ring | Fallobase = Caule + Lamina annularis |
| | | Parapene | | | | |
| | Paramere | Paramere | Paramere | Gonoforceps | Paramere | Paramere |
| Clasper | Volsella | Volsella | Lamina volsellaris | Volsella | Volsella | Digitus volsellaris |
| | Volsellar strut | | | Volsella strut | Longitudinal external groove | |
| | Distivolsellar apodeme | Sagitta | | Gonolacinia | Digitus | |
| Penis | Aedeagus | Aedeagus | | Aedeagus | Aedeagus | Edeago |
| Opening of the penis | Gonopore | | | | | |
| | | | | | Aedeagal apodeme | Apodeme dell' edeago |

TABLEAU 1 (*Suite et fin*)

| | Rozanov, 1965 *Signiphoridae* | Andriescu, 1968 *Eucharitidae* | Beardsley, 1969 *Encyrtidae* | Miller, 1970 *Eulophidae* | Hogge et King, 1975 *Ichneumonidae* | Boulangé, 1924 *Hymenoptera* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| (Phb) | Phallobase | Phallobasis | | Basiparamere | Basal ring | Pièce principale |
| (Oad) | | | | | | |
| (Lad) | | | | | | Parapènes soudés |
| (Lol) | | | | | | |
| (Prm) | | Parameren | | | Paramere | Palette |
| (Vol) | Digital sclerite | Digitus volsellaris | Volsella | Digitus | Volsella | Volselle |
| (Ctv) | | | | | Volsellar strut | |
| (Crv) | | | Hook-like sclerotized tooth | | Digitus | |
| (Cam) | | | | | | |
| (Ext) | | | | | | |
| (Pvt) | | | | | | |
| (Edg) | Aedeagus | Penis | | Aedeagus | Aedeagus | Pénis |
| (Pht) | | | | Gonopore | Gonopore | |
| (Ppl) | | | | | Papilla | |
| (Apl) | | Apodemen | | Apodème | Aedeagal apodeme | Apophyse péniale |

| Singh-Pruthi, 1924 *Hymenoptera* et surtout *Homoptera* | Snodgrass 1941, 1957 *Hymenoptera* | D'Rozario, 1942 *Hymenoptera* | Michener, 1944, 1956 *Hymenoptera* | Richards, 1956 *Hymenoptera* | Matsuda, 1976 *Hymenoptera* |
|---|---|---|---|---|---|
| Cardo | Basal ring | Basal ring | Gonobase | Basal ring | Basal ring = Gonobase |
| | | | Genital foramen | | Genital foramen |
| Valve externa | Paramere | Outer clasper | Gonoforceps = Outer clasper | Paramere | Gonocoxite |
| Valve interna | Volsella | Inner clasper | Volsella | Lamina volsellaris | Volsella |
| | Volsellar ridge | | Volsellar strut | | |
| | Digitus volsellaris | | Digitus | Digitus | Digitus |
| Penis | Aedeagus | Penis | Penis | Aedeagus | Penis |
| | Phallotreme | | Gonopore | | Phallotreme |
| | Apodema aedeagalis | | Apodeme of penis valve | Aedeagal apodeme | Apodeme |

cédents, soit, si cette dénomination semblait à tort prendre parti quant à l'origine ou à la fonction d'une pièce, en rapport avec sa forme ou sa position.

Il a paru néanmoins nécessaire de rechercher dans les ouvrages et articles où des auteurs ont figuré et/ou décrit des appareils génitaux de mâles de *Trichogrammatidae*, de *Chalcidoïdea* ou même d'autres Hyménoptères plus éloignés, les noms des différentes parties composant cet organe. Le Tableau I regroupe les informations recueillies.

Pour ne pas alourdir cette note, il n'est pas fait mention des travaux antérieurs à Boulangé (1924) qui, dans sa thèse, présente une revue de la nomenclature passée et de la bibliographie y afférente. Seuls sont cités les auteurs qui ont été omis dans cette étude de base.

## Conclusion

La microscopie électronique à balayage a permis d'étudier et de décrire la morphologie fine de l'appareil génital externe des mâles de Trichogrammes et d'avancer quelques hypothèses sur son fonctionnement lors de l'accouplement.

Une meilleure connaissance de cet organe doit permettre de séparer avec beaucoup plus de précision les différentes espèces du genre *Trichogramma*.

*Reçu pour publication en avril* 1977.

## Remerciements

J'exprime ma vive reconnaissance et mes sincères remerciements à J. Voegele et à toute son équipe de l'I.N.R.A. d'Antibes, en particulier J. Daumal, pour la fourniture du matériel vivant ou fixé et pour l'aide et les conseils qu'ils m'ont apportés dans la réalisation de ce travail.

## Summary

*Study of the external genital organ of the* Trichogramma's *males with a scanning electronic microscope*

The author used a scanning electronic microscope to study the micromorphology of the external genital organ of the *Trichogramma*'s males. Certain components of this organ thus being described for the first time ever. The relationship between these components is indicated. Hypotheses on the way they operate during mating are being proposed. The nomenclature suggested by the author is compared *in fine* to the various nomenclatures previous to this note.

## Références bibliographiques

ALAM S. M., 1952. Studies on « skeleto-muscular mechanism » of the male genitalia in *Stenobrocon deesae* Cam. *Beitr. Entomol.*, **2** (6), 620-634.

ANDRIESCU I., 1968. Beitrag zur Kenntnis der Eucharitiden Rumäniens (*Chalcidoidea, Hym. Insecta*). *Lucr. Ses. Stiin. « Prof. Ioan Borcea » Agigea*, vol. fest., 225-241.

BEARDSLEY J. W., 1969. The *Anagyrina* of the Hawaiian Islands (*Hymenoptera, Encyrtidae*) with description of two new species. *Proc. Haw. Entomol. Soc.*, **20** (2), 287-310.

BOULANGE H., 1924. Recherches sur l'appareil copulateur des Hyménoptères et spécialement des Chalatogastres. *Mém. Trav. Fac. Cathol. Lille*, **28**, 444 p.

CUSHMAN R. A., 1913. The *Calliephialtes* parasite of the codling moth. *J. Agr. Res.*, **1** (2), 211-237.
CRAMPTON G. G., 1919. The genitalia and terminal abdominal structures of males, and the terminal abdominal structures of the larvae of « Chalastogastrous » *Hymenoptera*. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **21** (6), 129-155.
CRAMPTON G. G., 1938. The structures called parameres in male insects. *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, **33** (1), 16-24.
DAUMAL J., 1976. Contribution à l'étude des Trichogrammes (*Hymenoptera, Chalcidoidea*) en tant qu'agents de lutte biologique. *Diplôme Ecole Pratique des Hautes Etudes*, 65 p., Ronéo.
DOMENICHINI G., 1953. Studio sulla morfologia dell'addome degli *Hymenoptera Chalcidoidea*. *Boll. Zool. Agr. Bachic.*, **19** (3), 183-297.
DOMENICHINI G., 1955. Variabilità dei caratteri e nuova diagnosi di un Tisanide (*Hym., Chalcidoidea*) con la descrizione di una nuova specie. *Boll. Zool. Agr. Bachic.*, **21** (1), 3-20.
DOW R., 1943. Note on the male genitalia of certain *Isodontia* (*Hym., Sphecidae*). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **36** (2), 240-242.
D'ROZARIO A. M., 1942. On the development and homologies of the genitalia and their ducts in *Hymenoptera*. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.*, **92** (2), 363-415.
DUPUIS C., 1950. Origine et développement des organes génitaux externes des mâles d'insectes. *Ann. Biol.*, **26** (1-2), 21-36.
DUPUIS C., 1955. Les génitalia des Hémiptères Hétéroptères (Génitalia externes des deux sexes ; voies ectodermiques femelles). Revue de la morphologie. Lexique de la nomenclature. Index bibliographique analytique. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., A Zool., NS*, **6** (4), 183-278.
EMBLETON A. L., 1904. On the anatomy and development of *Comys infelix* Embleton, a hymenopterous parasite of *Lecanium hemisphaericum*. *Trans. Linn. Soc. Lond., Ser.* 2, **9** (5), 231-354.
ERTLE L. R., DAVIS C. P., 1975. *Trichogramma nubilale* new species (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*), an egg parasite of *Ostrinia nubilalis* Hübner. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **68** (3), 525-528.
GIRAULT A. A., 1911. On the identity of the most common species of the family *Trichogrammatidae* (*Hymenoptera*). *Bull. Wis. Nat. Hist. Soc.*, **9** (4), 135-165.
GRANDI G., 1922. Ricostruzione e morfologia comparata dei generi *Otitesella* Westw., *Sycobiella* Westw. ed affini (*Hymenoptera, Chalcididae*). *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Portici*, **16,** 3-58.
GRANDI G., 1929. Studio morfologico e biologico della *Blastophaga psenes* L. 2a edizione riveduta. *Boll. Lab. Entomol, Bologna*, **2,** 1-147.
HANNA A. D., 1934. The male and the female genitalia and the biology of *Euchalcidia caryobori* Hanna (*Hymenoptera, Chalcidinae*). *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.*, **82** (1), 107-136.
HINTZELMAN U., 1925. Beitrage zur Morphologie von *Trichogramma evanescens* Westw. *Arb. Biol. Reichs. Land. Forstw.*, **14,** 169-176.
HOGGE M. A. F., KING P. E., 1975. The structure and function of the male genitalia of *Pimpla instigator* F. (*Hym., Ichneumonidae*). *Entomol. Mon. Mag.*, **111,** 193-200.
IMMS A. D., 1916. Observations on the insect parasites of some *Coccidae*. I. On *Aphelinus mytilaspidis* Le Baron, a chalcid parasite of the mussel scale (*Lepidosaphes ulmi* L.)-*Quart. J. Microsc. Sci.*, **61** (n° 243), 217-274.
ISHII T., 1941. The species of *Trichogramma* in Japan with description of two new species. *Kontyu*, **14** (5-6), 169-176.
JAMES H. C., 1926. The anatomy of a british phytophagous Chalcidoid of the genus *Harmolita* (*Isosoma*). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1926, 75-182.
MICHENER C. D., 1956. *Hymenoptera*, in *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*, Tuxen S. L., 284 p.
MILLER C. D., 1970. The nearctic species of *Pnigalio* and *Sympiesis* (*Hymenoptera, Eulophidae*). *Mem. Entomol. Soc. Can.*, **68,** 121 p.
NAGARKATTI S., NAGARAJA H., 1968. Biosystematic studies on *Trichogramma* species : I. Experimental hybridization between *Trichogramma australicum* Girault, *Trichogramma evanescens* Westwood and *Trichogramma minutum* Riley. *Tech. Bull. Commonw. Inst. Biol. Control*, n° 10, 81-96.
NAGARKATTI S., NAGARAJA H., 1971. Redescriptions of some known species of *Trichogramma* (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*) showing the importance of the male genitalia as a diagnostic character. *Bull. Entomol. Res.*, **61** (1), 13-31.
NAGARKATTI S., NAGARAJA H., 1977. Biosystematics of *Trichogramma* and *Trichogrammatoidea* species. *Ann. Rev. Entomol.*, **22,** 157-176.
PANG X. F., CHEN T. L., 1974. *Trichogramma* of China (*Hymenoptera* : *Trichogrammatidae*). *Acta Entomol. Sin.*, **17** (4), 441-454.
PECK O., 1937. The male genitalia in the *Hymenoptera* (*Insecta*) especially the family *Ichneumonidae*. I. Comparative morphology *Can. J. Res.*, 15 *Sect. D*, (11), 221-252. II. Taxonomy of the *Ichneumonid* genitalia. *Can. J. Res.*, 15 *Sect. D*, (12), 253-274.
PECK O., BOUCEK Z., HOFFER A., 1964. Keys to the *Chalcidoidea* of Czechoslovakia (*Insecta, Hymenoptera*). *Mem. Entomol. Soc. Can.*, **34,** 120 p.

PRATT H. D., 1939. Studies on the *Ichneumonidae* of New England. II. Male genitalia of the subfamily *Ichneumoninae*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **32,** (4), 727-742.

PRATT H. D., 1940. Studies on the *Ichneumonidae* of New England. I. The external morphology of *Arotes amoenus* Cresson. *J. N. Y. Entomol. Soc.*, **48** (2), 155-193.

QUEDNAU W., 1956. Die biologischen Kriterien zur Unterscheidung von *Trichogramma*-Arten. *Z. Pflanzenkr.*, **63** (6), 333-344.

QUEDNAU W., 1957. Der Wert des physiologischen Experimentes für die Artsystematik von *Trichogramma* (*Hym., Chalcididae*). *Ber. 100-Jahrfeir Dtsch. Entomol. Ges.* 1956, 87-92.

RICHARDS O. W., 1956. *Hymenoptera*. Introduction and keys to families. *Handbooks for the identification of british insects*, **6** (1), 94 p.

ROSS H. H., 1945. Sawfly genitalia : Terminology and study techniques. *Entomol. News*, **56** (10), 261-268.

ROZANOV I. V., 1965. Review of the genera of parasitic *Hymenoptera* of the family *Signiphoridae* (*Hymenoptera, Chalcidoidea*). *Rev. Entomol. U. R. S. S.*, **44** (6), 866-884 ; *Entomol. Rev.*, **44** (4), 508-515.

SINGH-PRUTHI H., 1924. The development of the male genitalia of *Homoptera* with preliminary remarks on the nature of these organs in the other insects. *Quart. J. Microsc. Sci.*, **69** (1), 59-96.

SNODGRASS R. E., 1941. The male genitalia of *Hymenoptera*. *Smith. Misc. Coll.*, **99** (14), 86 p.

SNODGRASS R. E., 1957. A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. *Smith. Misc. Coll.*, **135** (6), 60 p.

SUGONYAEV E. S., SOROKINA A. P., 1975. Systématique du genre *Trichogramma* (en russe). *Zashtsh. Rast.*, (6) 33-35.

SUGONYAEV E. S., SOROKINA A. P., 1976. New species of the genus *Trichogramma* (*Hymenoptera, Chalcidoidea*) from Middle Asia and Altai (en russe). *Zool. Zhurn.*, **55** (5), 777-779.

TELENGA N. A., 1958. Taxonomical and ecological characteristics of species from the genus *Trichogramma* (*Hymenoptera, Chalcidoidea*). *Trans. I. Int. Conf. Ins. Path. Biol. Control Praha*, 1958, 355-360.

VIGGIANI G., 1971*a*. The significance of the male genitalia in the *Trichogrammatidae* (*Hymenoptera, Chalcidoidea*). *Proc. XIII Int. Cong. Entomol. Moscow*, 1, 313-315.

VIGGIANI G., 1971*b*. Ricerche sugli *Hymenoptera Chalcidoidea*. 28. Studio morfologico comparativo dell'armatura genitale esterna maschile dei *Trichogrammatidae*. *Boll. Lab. Entomol. Agr. Portici*, **29,** 181-222.

VOEGELE J., 1968. Morphologie fonctionnelle de l'appareil reproducteur des *Aelia* (*Het., Pentatomidae*). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (*NS*), **4** (3), 959-966.

VOEGELE J., CALS-USCIATI J., PIHAN J.-P., DAUMAL J., 1975. Structure de l'antenne femelle des Trichogrammes. *Entomophaga*, **20** (2), 161-169.

WESTWOOD J. O., 1833. Descriptions of several new british forms amongst the parasitic Hymenopterous insects. *Phil. Mg. J. Sci.*, **2** (12), 443-445.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 343-350.

# La régulation des populations de la Cécidomyie des fleurs de la Luzerne (*Contarinia medicaginis* Kieffer) sous l'effet du groupement

G. STREBLER

*Laboratoire d'acridologie appliquée*
*I.N.A. Paris-Grignon*
78850 *Thiverval-Grignon*

## Résumé

La régulation des populations de la Cécidomyie des fleurs de la Luzerne (*Contarinia medicaginis* Kieffer) se produit sous l'effet du groupement.

Lorsque les larves se développent en groupes supérieurs à 4 à 6 par galle la taille et la fécondité des adultes se trouvent diminuées. Pour une très forte occupation des galles, c'est l'effet d'une importante concurrence alimentaire qui entre en jeu.

Ces effets par leur incidence sur la robustesse et la fécondité des Cécidomyies provoquent une certaine équilibration d'une génération à l'autre, empêchant un abaissement ou une pullulation trop accentués des populations.

Au cours de nos travaux sur la Cécidomyie des fleurs de la Luzerne (*Contarinia medicaginis* Kieffer) (Strebler, 1968), nous avons pu constater que, dans les galles, les populations larvaires présentaient de très fortes variations pouvant aller de 1 à 20 larves par galle, environ 5 en moyenne. Le nombre de larves par galle est par ailleurs souvent multiple de 3 à 4, chiffre qui correspond à un dépôt moyen d'œufs par femelle à chaque ponte.

## Techniques expérimentales et matériel utilisé

Afin d'étudier l'influence de la densité de la population d'une galle sur le développement et surtout sur la taille des larves contenues dans la galle, nous avons mis en élevage sur du terreau en godet des larves avec leurs galles entrouvertes pour le comptage des habitants. La méthode d'élevage est décrite dans des publications précédentes (Strebler, 1968, 1975).

Les galles étaient regroupées selon le nombre de larves qu'elles contenaient Etaient ainsi réunies en un même godet d'élevage les larves au 3$^{e}$ stade issues de galles

renfermant respectivement 1 à 3, 4 à 6, 7 à 9, 10 à 12 et plus de 13 hôtes. Chaque godet d'élevage reçoit 500 larves avec les galles correspondantes. L'expérience est répétée 2 fois : une première fois avec récolte de galles correspondant à un début de vol de première génération qui produit normalement des individus de taille moyenne élevée et dont l'éventail de variations est assez large ; une seconde fois, plus tardivement au cours d'un vol, ce qui correspond à des individus plus faibles, et pendant la seconde génération comprenant une partie de population à diapause.

Les dimensions des imagos éclos dans chaque godet sont évaluées par leur longueur totale, paramètre difficile à apprécier à cause de la relative élasticité des téguments de ces Insectes, et surtout par la longueur et la largeur des ailes, paramètre beaucoup plus sûr.

## Résultats

### *Les dimensions des adultes*

Comme le montre la figure 1, sont maximales pour des imagos issus de larves qui se sont développées dans des galles ayant contenu 4 à 6 individus, ce qui correspond à 2 pontes ou éventuellement à 1 ponte très abondante ; pour une population plus faible (1 à 3 larves) et plus forte, les dimensions diminuent. Lorsque la densité de populations augmente fortement (plus de 9 larves), les dimensions des adultes diminuent de façon spectaculaire et se maintiennent ensuite à un niveau fort bas quand l'augmentation des populations dans les galles se poursuit. Les courbes correspondantes pour les mâles et les femelles sont semblables.

Le premier essai, correspondant à la première génération n'a donné pratiquement, comme cela pouvait être normalement prévu, que des individus sans diapause, à la différence avec le second essai. Malgré cela, les variations des dimensions des adultes sont semblables, ce qui montre que le phénomène de diapause n'intervient pas ici directement dans celui des effets de groupe et des effets de masse.

Par ailleurs, comme nous l'avons constaté dans des travaux précédents (Strebler, 1968), l'éventail de variation de taille de ces Insectes est bien plus important pour les imagos issus des premières pontes, en début de vol. Le premier essai correspond précisément à un début de vol, et les variations de dimensions chez les Insectes observés sont très larges. Le second est plus tardif et les petites variations qu'il montre sont remarquables, puisque malgré leur faible amplitude, elles sont trouvées parallèles à celles importantes qui ont été observées dans le premier essai. Le sexe, la génération, le moment de la ponte au cours d'un vol, la diapause n'intervenant donc pas directement, comme l'indiquent nos résultats, l'explication des variations de dimensions des adultes liées au nombre de larves par galle doit être recherchée parmi les 3 facteurs suivants :

1. L'action irritante des larves induisant la formation et le maintien de la structure de la galle : rappelons à ce propos que l'action continue des larves sur la galle est indispensable et se poursuit tout au long de leur vie, puisque, comme nous avons pu le constater, la destruction expérimentale (avec du parathion) ou naturelle (par *Systasis*) des larves, mêmes âgées, provoque le retour, au moins partiel, de la structure de la galle vers celle de la fleur (Strebler, 1968, 1971). Il existe donc indubitablement

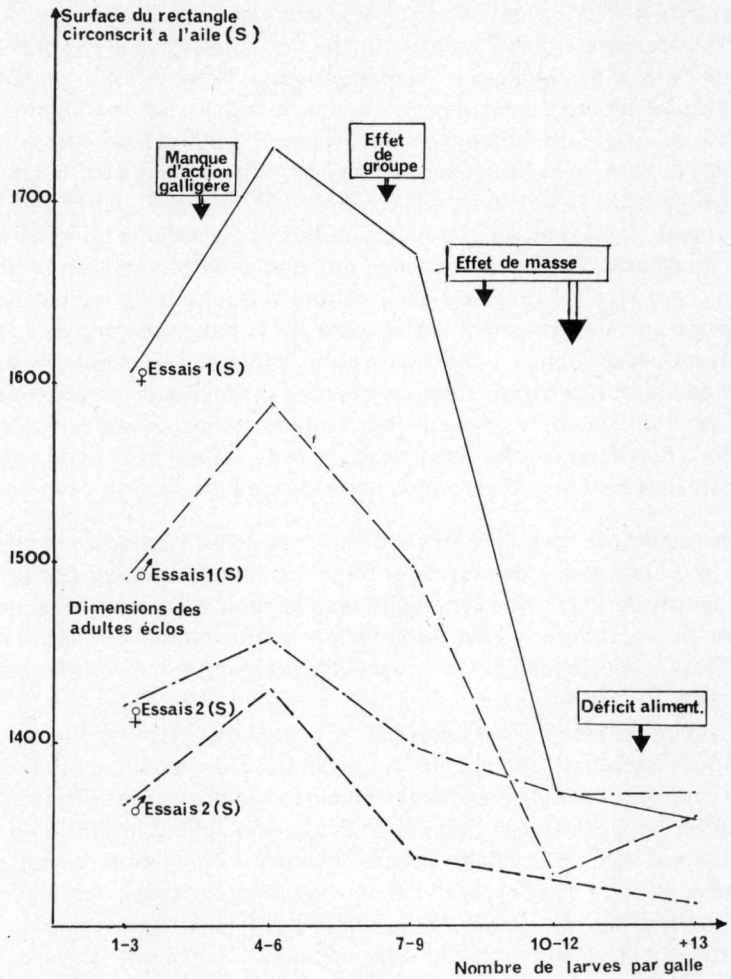



FIG. 1. — *Variation des dimensions des Cécidomyies adultes sous l'effet de groupe et l'effet de masse.*

une liaison et une action réciproque larve-galle, extériorisée ici plus précisément par les facteurs : nombre de larves-diamètre de la galle.

2. Le facteur « potentialités de la plante » en ce qui concerne l'apport à la fois des substances métaboliques indispensables et des produits nécessaires à l'élaboration des galles : nous avons constaté que le volume et surtout le diamètre des galles sont étroitement liés à la vigueur de la plante (Strebler, 1968). Ils sont en effet bien plus importants pour des plantes robustes, croissant dans de bonnes conditions de profondeur de sol, de fumure et d'arrosage par rapport à d'autres du même semis, mais qui sont repiqués sur un sol peu profond, pauvre et sec.

3. Les limites structurales de chaque fleur permettant la végétation normale de la galle : la liaison étroite entre le nombre de larves et les dimensions des galles nous mène à la notion *d'induction de la formation de la galle* ; il semble logique de mettre en

rapport de cause à effet le nombre de larves et le diamètre de la galle puisque, comme nous avons pu le constater, ces 2 notions vont de pair (Strebler, 1971). Un petit nombre de larves ne permet pas l'obtention de dimensions suffisantes de la galle pour l'alimentation la plus favorable des larves: l'action inductrice est insuffisante ; en effet, les galles à 1 ou 2 hôtes se différencient facilement des autres, car elles sont élancées et peu larges, la base de la fleur étant peu hypertrophiée. Mais dans le cas moyen, le diamètre des galles et le nombre de larves sont effectivement liés. Et ceci s'explique aisément lorsque l'on prend en considération la structure d'une galle de fleurs dont la base du réceptacle floral et le manchon de l'androcée essentiellement sont hypertrophiés, la croissance cécidogène s'extériorisant surtout par l'augmentation du diamètre, très peu par l'allongement. La *longueur* de la fleur, au contraire, mesure les potentialités à s'hypertrophier ; des organes plus allongés présentent une surface plus importante de tissus hypertrophiables, ce qui a pour résultat de déplacer la limite du maximum de la population d'une galle par l'augmentation de ces surfaces ; mais en même temps, il faut noter le relèvement de la limite du minimum de la population d'une galle par l'élévation du seuil d'excitation nécessaire à la formation de la galle.

Faisons ressortir le corollaire de cette induction qu'est l'action de la galle (formée en relation avec le nombre des larves et selon les limites imposées par la fleur), sur le développement larvaire, car cette galle sera la seule source d'énergie des larves. Nous avons pu constater en effet, lors de nos mensurations, que dans les grosses galles étudiées, le développement larvaire était plus avancé que dans les petites galles au même stade végétatif.

Les résultats des essais ci-dessus décrits indiquent que pour 4 à 6 larves par galle, l'équilibre optimal semble atteint entre les dimensions de la galle qui augmente rapidement de volume, c'est-à-dire en fin de compte la surface des tissus nourriciers, et le nombre des larves à alimenter. Ensuite, pour une population plus forte, la galle augmente moins son volume et atteint progressivement le maximum de ses possibilités de croissance, de sorte que l'espace vital de chaque larve varie fortement avec l'augmentation du nombre des larves. Il est fort probable qu'intervient ici « l'effet de groupe » trouvé chez de nombreux Insectes qui, durant leur stade larvaire, vivent plus ou moins groupés. En effet, dans le volume clos de la galle, une population de larves nombreuses amène celles-ci, dans leurs déplacements, à des contacts très fréquents. Cet effet pourrait renforcer et diriger ou dévier l'action d'un déficit alimentaire modéré. L'effet de masse pourrait ici être assez réduit, car avec le nombre et l'activité des larves augmente encore, dans certaines limites imposées par la longueur de la fleur, l'action cécidogène.

Mais par la suite, pour plus de 9 larves par galle, il est bien évident que c'est « l'effet de masse » qui détermine le développement des larves par l'entrée en jeu de la concurrence alimentaire accompagnée, comme l'indiquent nos résultats, d'une mortalité accrue. La croissance larvaire minimale est atteinte pour une population de 10 à 12 larves ; mais au-delà de ce nombre la taille moyenne reste stationnaire à un niveau bas ou augmente parfois légèrement : nous en avons trouvé l'explication dans l'étude de la viabilité des larves. Dans nos essais, pour une faible densité de population par galle, il éclôt environ 22 adultes pour 100 larves ; cette proportion atteint 30 p. 100 avec des conditions de développement plus favorables, baisse à nouveau lorsque la population atteint 10 à 12 larves par galle. Au-delà de ces chiffres, les condi-

tions de développement descendent pour un certain nombre d'individus en deçà d'un seuil limite et la viabilité diminue brusquement pour descendre jusqu'à 11 p. 100 d'éclosions. L'alimentation des larves semble être ici un facteur essentiel ; avec une densité de larves supérieure à 12 individus par galle, nombreuses sont celles qui ne pourront terminer leur croissance ; proportionnellement, la surface de cellules hypertrophiées impartie à chaque larve et la quantité de nourriture diminuant fortement (surtout dans les cas de présence d'individus plus forts qui absorbent une quantité d'aliment supérieure à la moyenne), les individus de dimension réduite périront et la taille minimale des larves viables augmentera, comme l'indiquent les résultats.

### *Résultats*

En résumé, les résultats traduits par les diverses parties de la courbe (fig. 1) peuvent s'interpréter ainsi :

— aux faibles densités de population, c'est l'action cécidogène des larves qui est le facteur limitant, les galles ayant un développement nettement plus faible que la normale ;

— ensuite, entre 4 et 12 larves par galle, sur la partie droite et descendante de la courbe, c'est surtout l'effet de groupe qui semble important, cédant peu à peu le pas à l'effet de masse : les dimensions des galles varient assez peu et avec régularité, la viabilité reste relativement constante ;

— enfin, lorsqu'il y a plus de 12 larves par galle, entre en jeu de façon brutale la compétition alimentaire qui fait augmenter la mortalité : on passe ainsi définitivement à « l'effet de masse ».

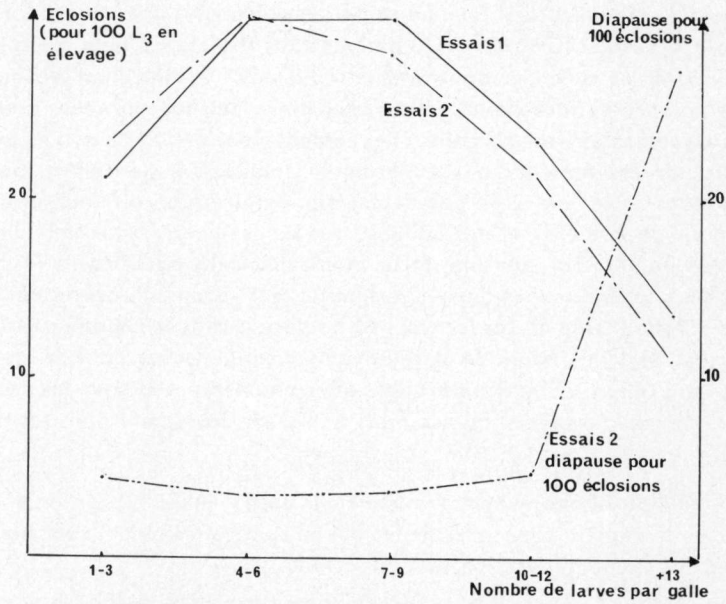



FIG. 2. — *Variation des éclosions et du taux de diapause sous l'effet de groupe et l'effet de masse.*

L'essai 2 a permis d'obtenir des éclosions d'imagos sans diapause, mais également des imagos éclos après l'hivernation. Nous constatons que si le *taux de diapause* varie peu avant les densités anormalement fortes de population, à plus de 12 larves par galle, il augmente brusquement ensuite jusqu'à 27 p. 100 (fig. 2), et c'est dans ce groupe que nous trouvons les cas de diapause de plus de 1 an ; or, durant cette période, les conditions de développement sont surtout régies par le facteur alimentation ; il est donc probable que l'alimentation est un facteur entrant en jeu dans le déclenchement de la diapause, ou plus simplement par l'action du déficit alimentaire. Cette observation est d'autant plus démonstrative que les variations de taille sont relativement faibles ; en effet, la diapause est liée au facteur taille comme nous l'avons constaté à diverses reprises (Strebler, 1968), et il aurait agi ici en sens contraire ; il ne peut donc être mis en rapport avec ces cas de diapause qu'il faut rapporter en conséquence à un développement en groupes trop importants, c'est-à-dire un déficit alimentaire ou encore l'effet de masse.

Il est permis de penser en outre qu'une partie des larves sans diapause devant éclore l'année même, les plus petites et les faibles, sont mortes en premier, d'où le taux de diapause anormalement élevé. Nous constatons, observation faite par ailleurs (Strebler, 1968), que ces individus à la fois faibles et sans diapause sont, par ce second caractère, encore moins résistants et disparaissent en premier.

## Discussion et conclusions

Une application pratique des conclusions de ces observations pourra être la suivante : si l'on prend en considération la fécondité des femelles, liée à la taille de celles-ci comme nous l'avons démontré par ailleurs (Strebler, 1968), nous pouvons constater qu'il existe un *cycle d'équilibration des populations* d'une génération ou d'une saison à l'autre, surtout lorsqu'il s'agit d'hivernants (fig. 3). En effet, dans des conditions très favorables aux Cécidomyies, lorsqu'il éclôt brutalement de nombreuses femelles, le nombre de larves par galle augmentera puisque plusieurs pontes seront souvent réunies dans une même galle, et éventuellement du fait de dépôts plus importants d'œufs par des femelles particulièrement robustes. Il s'ensuivra, par effet de groupe, ou dans le cas extrême par défaut alimentaire, une diminution de la taille moyenne, donc de la fécondité des adultes issus de ces pontes, et éventuellement une réduction des populations par une forte mortalité. Cela aboutira, à la génération suivante, à des dépôts d'œufs moins importants et plus rarement répétés dans la même fleur. La génération issue de ces larves, peu nombreuses dans chaque galle, produira à nouveau des femelles robustes et relativement nombreuses, le taux de mortalité étant également réduit. Cette équilibration jouera faiblement lorsque les déséquilibres entre deux générations seront faibles mais agira très fortement dans les autres cas, par exemple :

- pour rétablir des populations importantes après l'hiver : les galles et le nombre d'hôtes par galle étant faibles, les femelles qui en sont issues seront robustes et engendreront une première génération fort importante ;
- pour rétablir les populations lorsqu'elles auront été décimées par les parasites naturels : les années chaudes et sèches où *Systasis encyrtoïdes W.* diminue très

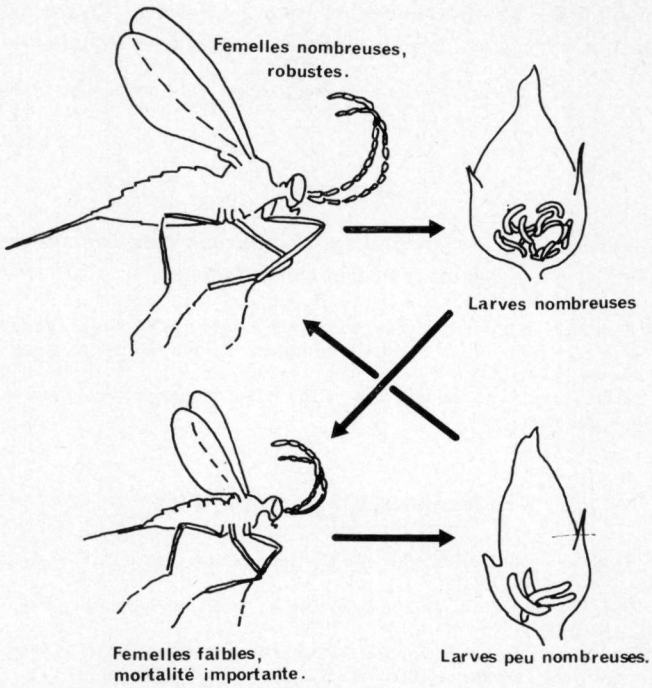



FIG. 3. — *Cycle de réajustement des tailles et des populations des Cécidomyies.*

fortement les populations de Cécidomyies, la situation est rétablie après la génération hivernante, à la première génération de l'année suivante (Strebler, 1977).

Ce phénomène déjà observé par ailleurs pourrait être bien plus largement répandu qu'on ne le pense chez les Insectes et chez les animaux en général. Il apparaît avec une particulière évidence dans le cas des Cécidomyies des fleurs de la Luzerne où la densité de cohabitation s'exprime directement et se prête bien plus facilement à l'expérience que des Arthropodes se déplaçant librement. Mais dans le cas de phytophages pouvant former des colonies denses (Acariens, Pucerons, Chenilles), ces effets peuvent s'exprimer rapidement et avec ampleur. Il faut en conclure, du point de vue de la pratique agricole de protection des cultures, que des traitements non raisonnés par des produits chimiques, même en dehors des incidences secondaires néfastes connues, ne peuvent prétendre agir au-delà en général de 1, au mieux 2 ou 3 générations. Les effets de groupe et de masse, moyens biologiques d'adaptation du niveau de populations aux possibilités de développement qu'offre le milieu climatique, trophique et biologique, produisent une rééquilibration des concentrations animales autour d'une moyenne ; cette moyenne est définie par le potentiel biotique de l'espèce, compte tenu de l'environnement abiotique et biotique local. En conséquence, sans parler d'effets secondaires et de pollution, du simple point de vue de la biologie et de la physiologie des ravageurs des cultures, les méthodes d'intervention se voulant efficaces d'une façon

plus ou moins prolongée, devront tendre, là encore, vers des moyens moins brutaux, plus subtils, reposant sur une vision plus globale du problème, la lutte intégrée.

*Reçu pour publication en février* 1977.

## Summary

*The regulation of Lucerne flower midge* (Contarinia medicaginis *Kieffer*) *population under overcrowding*

The group effect induces in adult fly a reduction of the weight and of the fecundity when there are more than 6 larvae in each gall. When in a gall the larvae are too numerous there is a mass effect resulting of an alimentary competition.

These effects on the weight and the fecundity of the midge induce a regulation of the population during the successive generations.

## Références bibliographiques

COLLOQUES internationaux du CNRS, 1967. L'effet de groupe chez les animaux. *Ed. CNRS*, 1968, *N* 173.

FROEHLIGH G., 1959. Untersuchungen zur Prognose de Luzerneblütengallmücke. *Mitt. Biol. Bund. Berlin*, **97,** 189-190.

KRALOVIC J., 1959. Methoden der Prognose der Luzerneblütengallmücke. (*Contarinia medicaginis* Kieffer) in der CSSR. *Nachr. Bl. Dtsch. Pfl. Sch. dienst*, Berlin, NF 18, 9-14.

LEHMANN H., 1939. Luzerneschädlinge-5 : Massenwechsel (Gradation) der Luzerneblütengallmücke (*Contarinia medicaginis Kieffer*) und seine Vorhersage. *Z. Pflanzen Kr. Pflanzenschutz*, **49,** 258-267.

OSSIANNILSSON F., 1937. Lucerngallmyggan (*Contarinia medicaginis* Kieffer). *Medd. St. Vaxtskyddsanst*, Stockolm 1937, **20,** 1-43.

ROMANKOW W., 1965. Ecological factors affecting the developpment and variations in numbers of *Contarinia medicaginis* Kieffer (*Diptera, Cecidomyidae*) in the light of research carried out up to the present. *Ekol. pol. Ser. A.*, **11,** 211-218.

STREBLER G., 1968. Etude d'un Itonidide cécidogène (*Contarinia medicaginis* Kieffer) et de son hôte (Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences, Faculté d'Orsay, 145 p., 102 fig., 81 tableaux — *Marcellia* 35, *fasc.* 3, 155-188.

STREBLER G., 1971. Quelques aspects de la cécidogenèse dans le cas des galles de fleurs dues à *Contarinia medicaginis* Kieffer. *Marcellia* 37, *fasc.* 1.2., 3-46.

STREBLER G., 1975. La prévision de pullulation des Cécidomyies nuisibles à la production des semences de Luzerne. *Rev. Zool. agr. Pathol. vég.*, **74,** 1-35.

STREBLER G., 1975. Mécanismes de formation des zoocécidies. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7** (3), 273-293.

STREBLER G., 1977. Evolution des populations de *Contarinia medicaginis* Kieffer (*Diptera, Cecidomyiidae*) sous l'action de deux parasites réguliers, *Omphales chryseis* (*Hymenoptera Eulophidae*) et *Inostemma contariniae* (*Hymenoptera, Scelionidae*) et d'un parasite occasionnel *Systasis encyrtoïdes* (*Hymenoptera, Pteromalidae*). *C. R. Acad. Agric.*, 2 mars 1977 (Sous presse).

WEIGAND G., 1960. Ermittlungen über die Luzerne sowie die Luzerneblutengallmücke (*Contarinia medicaginis* Kieffer) und ihre Bekämpfung im fränkischen Samenbaugebiet. *Bayeri. Landw. Jahrbuch*, **37** (6), 701-728.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 351-352.

# Sur un appareil très simple permettant d'intégrer les températures de l'air

R. CHAUVIN

*Station d'Ethologie, Mittainville, 78120 Rambouillet*

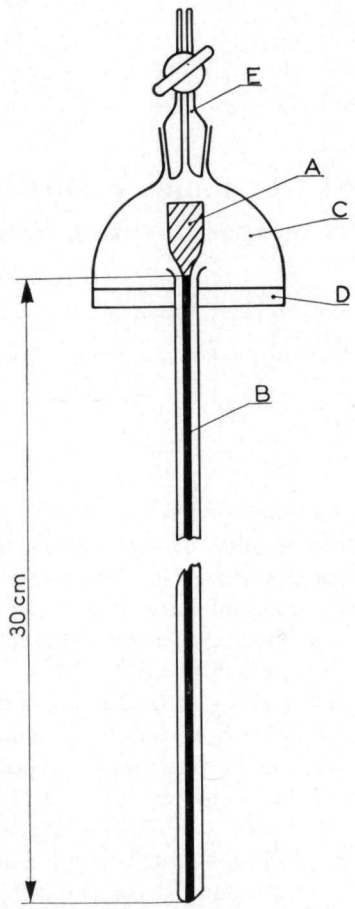
Les entomologistes qui sont obligatoirement préoccupés sur le terrain par l'incidence des événements météorologiques sur le comportement et le développement des insectes se servent souvent pour intégrer les températures de la méthode dite des « degrés-jours ». Elle consiste, comme chacun sait, à découper la surface couverte par un thermogramme entre la courbe inscrite par le style enregistreur et une ligne d'origine, par exemple celle qui correspond à + 10°.

Il y aurait intérêt à se servir d'une méthode plus précise ; mais jusqu'à présent on ne le pouvait qu'avec des appareils beaucoups plus complexes et plus coûteux qu'un thermographe, et en faisant appel à l'électronique. L'appareil que je présente aujourd'hui est beaucoup plus simple et très peu coûteux.

Il se compose d'un fil de cuivre surmonté d'une plaque de zinc. Le fil plonge dans un tube de verre et le tube est immergé dans une bouteille thermos pleine de glace. Dans ces conditions, la plaque de zinc fait office de paroi froide. Si la plaque se trouve, comme sur la figure 1, enclose dans un récipient qui contient de l'eau, il va se produire une condensation sur la plaque, et les eaux de condensation vont se rassembler dans le tube refroidi. Entre certaines limites évidemment, la quantité d'eau distillée est proportionnelle aux températures qui ont affecté l'enceinte. On réalise donc une intégration des températures sans aucune complication.

*Précautions d'emploi.* L'appareil ne saurait être employé sans un thermomètre à maxima et à minima, car la distillation n'est proportionnelle à la température qu'entre + 10° et + 35° environ *c'est-à-dire justement les températures qui intéressent les entomologistes sous nos climats.*

Si l'on désire, comme c'est souvent le cas, comparer plusieurs appareils les uns aux autres, il faut apporter un certain soin au remplissage de glace des bouteilles thermos. La glace, concassée *rapidement*, doit être introduite *rapidement* dans la série des bouteilles et par petites portions : c'est-à-dire, s'il y a dix bouteilles par exemple, commencer par mettre 100 grammes de glace dans chacune, puis 100 grammes à nouveau en recommençant par la 1re et ainsi de suite jusqu'à ce que les bouteilles soient pleines. Le remplissage complet de chaque bouteille l'une après l'autre amène des perturbations, sans doute à cause de la fusion partielle de la glace, surtout lorsqu'on se trouve en été.




*A, plaque de zinc ; B, fil de cuivre dans son tube de verre ; C, récipient supérieur où se trouvent 10 cc d'eau (D) ; E, robinet amovible. Le robinet sert à isoler l'appareil des variations de la pression atmosphérique : on le ferme après avoir introduit l'eau en D. On peut également faire le vide mais cela n'apporte pas d'améliorations notables. Grandeur naturelle. Volume de la bouteille thermo o« B est plongé : 650 cc.*

L'appareil doit être *strictement abrité du soleil.* Il est utilisable pour l'étude du microclimat au ras du sol, en enterrant la bouteille et en ne laissant dépasser que le récipient de verre terminal. Le fil métallique doit *obligatoirement être en cuivre* (diam. 1 mm 5) ; s'il est en acier par exemple, la distillation ne se fait pas ou mal. Le parallélisme des chiffres obtenus avec la méthode des degrés-jours est fort bon, dans les conditions que j'ai indiquées.

## Remerciements

Je remercie bien sincèrement M. Hallaire, directeur de la Station de Bioclimatologie de l'Inra à Versailles pour avoir bien voulu étudier et critiquer l'appareil.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2), 353-355.

# Note sur la signification physique et biologique de la mesure

M. HALLAIRE

*Département de Bioclimatologie de l'I.N.R.A.*
*Centre National de Recherches agronomiques de Versailles, 78000 Versailles*

Le dispositif décrit (Chauvin, 1977) consiste à provoquer une distillation depuis la petite réserve d'eau (D) juqu'à la plaque A. Le taux de distillation doit être proportionnel à l'écart de tension de vapeur entre D et A.

En supposant que la température en D reste voisine de celle de l'air Ta et que la plaque de zinc reste à une température proche de 0 °C (grâce à la bonne conductivité du cuivre), les tensions de vapeur considérées seront respectivement F(Ta) et F(0°), (F(T) désignant la tension de vapeur maximale à la température T), et le taux de distillation sera donné par

$$\frac{\Delta q}{\Delta t} = k\,[F(Ta) - F(0^{o})]$$

k étant un coefficient qui dépend notamment de la géométrie de l'appareil.

Cette relation est assez bien vérifiée par l'expérience. En effet, la représentation du taux de distillation $\Delta q/\Delta t$ (estimé à partir de la hauteur d'eau dans le tube) en fonction de F(Ta) — F(0°) donne des points qui s'alignent à peu près sur une droite passant par l'origine (fig. 1 A). Dès lors, la représentation de $\Delta q/\Delta t$ en fonction de la température de l'air Ta donne une courbe d'allure exponentielle (courbe en trait plein (fig. 1 B).

Ainsi et en toute rigueur la quantité d'eau distillée sur un laps de temps $t_0 - t_2$

$$q = k \sum_{t_0}^{t_1} [F(Ta) - F(0^{o})]\ \Delta t$$

n'intègre pas la température de l'air Ta. Toutefois, si Ta évolue à l'intérieur d'une gamme limitée (par exemple 15-30°, voir fig. B) pour laquelle la courbe représentative de $\Delta q/\Delta t$ en fonction de Ta peut être assimilée à une droite coupant l'axe des abscisses en Ts, la mesure de la hauteur d'eau distillée est proportionnelle à la somme des températures de l'air comptées au-dessus du seuil apparent Ts.

$$q \neq k' \sum_{t_0}^{t_1} (Ta - Ts)$$

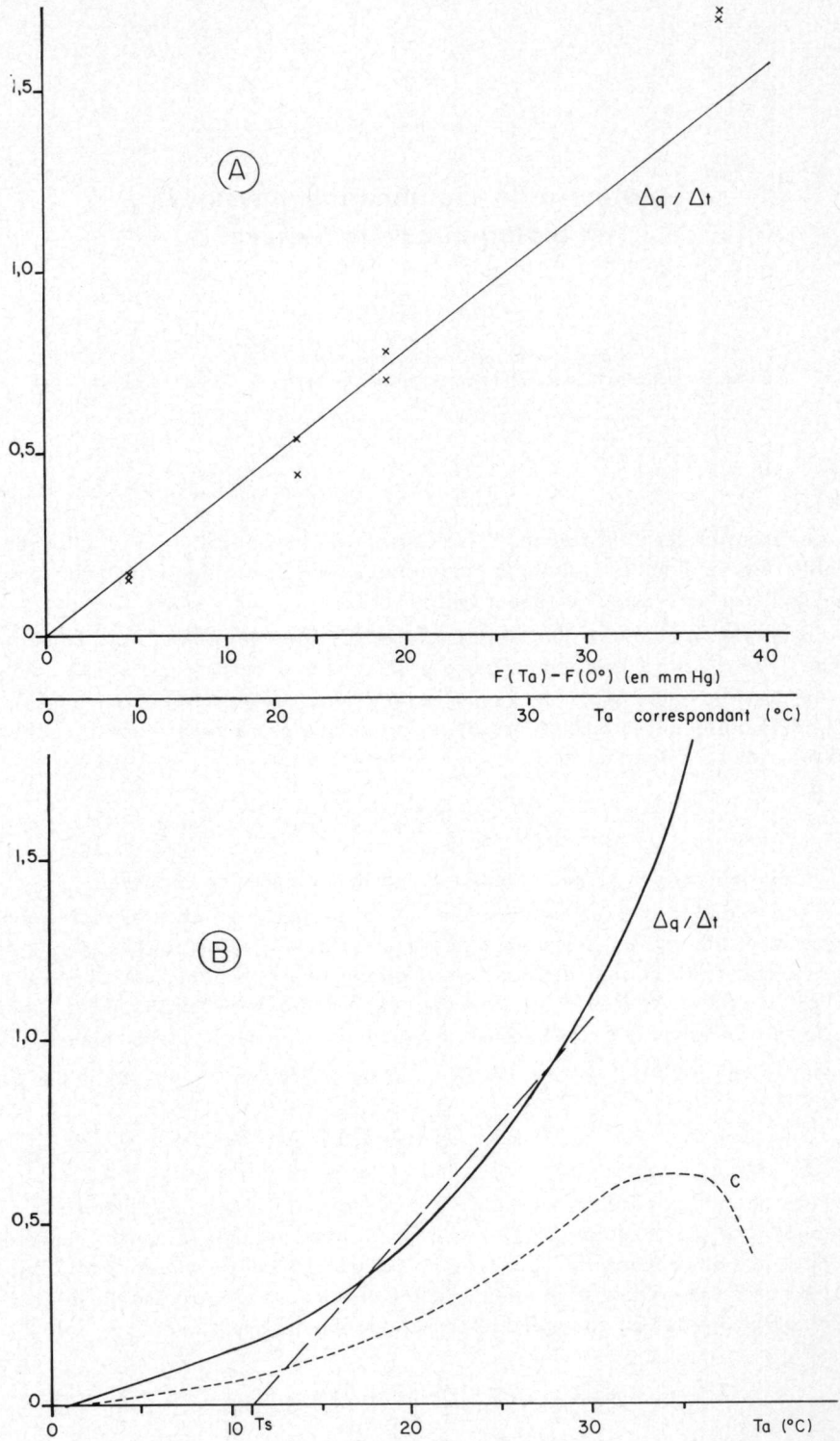



FIG. 1. — *Représentation du taux de distillation* $\Delta q/\Delta t$.

Mais la question importante du point de vue écologique est plutôt de savoir si la mesure ainsi réalisée de q est représentative des phénomènes biologiques étudiés (activité de l'animal, croissance, développement).

Admettons par exemple que ces phénomènes soient quantifiables et qu'ils présentent en fonction de la température de l'air la variation relative traduite par la courbe C de la figure B, la mesure de q sera représentative du phénomène considéré sur l'ensemble de la gamme 0-30 °C où les deux courbes $\Delta q/\Delta t = f(Ta)$ et C sont semblables, non représentative au-delà.

*Reçu pour publication en février* 1977.

# Nécrologie

## Jean-René LE BERRE (1922-1976)

Jean-René Le Berre n'est plus. Il est mort subitement, en pleine activité, le 26 octobre 1976, un an après avoir subi une délicate intervention chirurgicale à cœur ouvert.

Né à Pluguffan dans le Finistère en 1922, il fait ses études universitaires à la Faculté des Sciences de Paris où Melle Cousin lui confie en 1947 une étude biométrique de Criquets migrateurs du Sud-Ouest de la France. Entré en 1949 à l'Institut National de la Recherche Agronomique, il présente en 1951 un Diplôme d'Etudes Supérieures portant sur la biologie du Criquet *Locusta migratoria gallica* chez lequel il retrouve au laboratoire l'existence d'une diapause embryonnaire décrite auparavant par Remaudière dans la nature. Tout en effectuant à l'I.N.R.A. des recherches sur l'hivernation de diverses espèces d'insectes nuisibles (Doryphore, Oscinies), il poursuit l'analyse de la diapause embryonnaire de *L. m. gallica* et présente sa thèse de Doctorat d'Etat en 1957. Il y met en évidence la grande diversité d'expression de cette diapause chez les différents biotypes de Criquets migrateurs français ; les facteurs génétiques contrôlant le voltinisme ne sont pas seuls en cause mais les conditions thermiques de l'incubation initiale jouent un rôle important. Il précise les caractères cytologiques et métaboliques de l'embryon en pré-diapause, en diapause et lors de la reprise du développement ; il analyse les modalités des mouvements blastocinétiques qui suivent la réactivation thermique de l'œuf en diapause.

Les travaux de J. R. Le Berre sur les conditions d'envol et de dispersion du Doryphore conduisent à la mise en place dès 1953 d'un système d'avertissement à l'usage des Iles Anglo-Normandes et confié au Service de la Protection des Végétaux. Depuis cette date, il participe chaque année à cette surveillance. En plus de la mise au point en collaboration avec J. Arnoux — Chef du Service de Biométrie au C.N.R.A. — de méthodes de dénombrement sur le terrain, il effectue une étude écophysiologique sur l'envol de cet insecte.

Après ses travaux de thèse, il entreprend aussi l'analyse des relations entre l'insecte et sa plante-hôte, en particulier la résistance de certaines lignées de maïs vis-à-vis des Oscinies.

Il quitte le C.N.R.A. lors de la création d'un enseignement d'entomologie à la Faculté des Sciences d'Orsay en 1962. Nommé Maître de Conférences, il assure avec le Professeur J. Bergerard la mise en place d'un Certificat qui, en 1965, est transformé en 3e cycle. Dans le Laboratoire qu'il fonde en 1962, il oriente les recherches vers la nutrition et le métabolisme, vers le comportement et l'écologie, d'abord sur le Criquet migrateur, puis sur d'autres insectes.

Nommé Professeur en 1964, puis titulaire d'une chaire de Zoologie à Orsay en 1968, il enseigne en Entomologie, en Zoologie et en Ecologie générale à Orsay et donne des cours au D.E.A. d'Ecologie animale de Paris. L'Université d'Abidjan lui demande à plusieurs reprises d'effectuer des séries de cours en écologie. En 1969, il met en place à Orsay un enseignement de second cycle d'Entomologie appliquée. En 1974, il participe aux enseignements du 3e cycle d'Entomologie médicale et vétérinaire en relation avec l'O.R.S.T.O.M.

Dans son laboratoire, tout en continuant les thèmes de recherches déjà mentionnés et en particulier la nutrition, il étend les activités de ses collaborateurs aux domaines de la physiologie sensorielle et du développement de divers insectes : comportement de ponte, comportement de prise de nourriture, gamétogenèse, physiologie de la reproduction et de l'embryogenèse. Cela l'amène à établir des relations suivies avec des laboratoires étrangers, en Hongrie, en Tchécoslovaquie et aux Etats-Unis, relations accompagnées d'échanges de professeurs et de chercheurs.

L'ouverture du Laboratoire s'effectue aussi vers des régions du monde où se posent des problèmes de protection des végétaux. Le Cambodge, l'Iran, Madagascar et divers pays d'Amérique latine, d'Afrique noire et du Mahgreb envoient des étudiants qui suivent l'enseignement du 3e cycle d'Entomologie et acquièrent une spécialisation. Cette formation leur permet ensuite d'affronter sur place des problèmes d'entomologie appliquée.

La compétence acquise par J. R. Le Berre en Acridologie le fait choisir par la F.A.O. pour coordonner l'exécution de projets internationaux de lutte contre les Acridiens migrateurs. Les travaux de l'équipe qu'il dirige dès 1969 à Madagascar aboutissent à la mise en place d'un système d'avertissement permettant la prévision des invasions de criquets à partir de 1973. Les chercheurs français de cette équipe, anciens élèves du 3e cycle d'Entomologie, abordent maintenant au Niger et en Haute-Volta le problème d'espèces acridiennes auparavant négligées et qui se sont mises à pulluler. Par ailleurs, des stagiaires d'Afrique du Nord ont été envoyés au Laboratoire afin d'acquérir une formation spécialisée leur permettant d'assumer de hautes responsabilités dans leur pays pour la protection des végétaux.

En 1976, J. R. Le Berre était Président de la Société entomologique de France.

Sa disparition brutale survient au moment même où de nombreuses thèses de Doctorat d'Etat s'achèvent dans son laboratoire et où son action, par ses nombreux élèves dispersés dans plusieurs pays, porte déjà ses fruits.

## Publications de J. R. Le Berre (1922-1976)

### liste chronologique

1950

1. Les conditions d'envol du Doryphore adulte. *Symp. C.E.Z.A.* Versailles, oct. 1950.
2. Action des facteurs climatiques sur l'incitation au vol du doryphore. *C. R. Ac. Sci.*, **231,** 1096-1098.
3. Remarques sur l'évolution du Doryphore en 1949. *C. R. Ac. Agric. Fr.*, **36,** 39-41 (avec P. GRISON).

4. Les particularités de l'évolution et de l'invasion doryphorique près des côtes de la Manche en 1950. *C. R. Ac. Agric. Fr.*, **36,** 534-536 (avec B. TROUVELOT et G. PORTIER).

1951

5. Hétérogénéité biologique des populations du criquet migrateur des Landes : *Locusta migratoria gallica* Rem. (phasis transiens) *Rev. Zool. agric. appl.*, **50,** 57-62.
6. Action de la température initiale d'incubation sur la diapause embryonnaire du Criquet migrateur des Landes. *C. R. Ac. Sci.*, **232,** 1870-1872.

1952

7. Contribution à l'étude du phénomène de la diapause embryonnaire chez un Acridien *Locusta migratoria gallica* Rem. (*Phasis transiens*). *Trans. IXth Int. Congr. Entomol.*, Amsterdam 1951, 209-215.
8. Contribution à l'étude du déterminisme de l'envol du Doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* Say. *C. R. Ac. Sci.*, **234,** 1092-1094.
9. Le phénomène de la blastocinèse dans les œufs à diapause de *Locusta migratoria gallica* Rem. *C. R. Ac. Sci.*, **234,** 1487-1489.
10. Caractères de l'apparition et de l'entrée en activité du Doryphore dans le Cotentin en 1952. *C. R. Ac. Agric. Fr.*, **38,** 488-490 (avec H. CHEVIN).
11. Etudes écologiques poursuivies en 1951 sur le Doryphore. *Pomme de terre Fr.*, n° 154, 3-6 (avec P. GRISON).

1953

12. Déterminisme du vol de l'insecte. *Rev. Zool. Agric. appl.*, **52,** n° 7/9, 90-96.
13. Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur des Landes *Locusta migratoria gallica* Rem. *Bull. Biol.*, **87,** 227-273 (Diplôme d'Etudes Supérieures).
14. Date et efficacité des traitements antidoryphoriques. *Pomme de terre Fr.*, n° 163, 10-11 (avec H. CHEVIN).
15. Quelques conséquences physiologiques de l'inanition chez l'imago de *Leptinotarsa decemlineata* Say. (*Coleoptera Chrysomelidae*) *Rev. Pathol. veg. Entomol. agric.*, **32,** 73-86 (avec P. GRISON).
16. Caractères de la dispersion par vol du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say) dans le Sud du Cotentin en 1952. Congr. A.F.A.S., Luxembourg, *Rev. Zool. agric. appl.*, **52,** 124-130 (avec P. GRISON).

1954

17. Pluralité des agents susceptibles d'intervenir dans le déterminisme du voltinisme. *Rev. Zool. agric. appl.*, **53,** 172-176.
18. Observations concernant l'enfouissement estival naturel du Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* Say au cours des 5 dernières années. *C. R. Agric. Fr.*, **40,** 257-259 (avec P. GRISON).

19. Variabilité de la durée des périodes d'entrée en diapause chez le Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Coleoptera Chrysomelidae*). *C. R. Ac. Sci.*, **238,** 2195-2197 (avec P. GRISON).
20. Variations de la température du Hanneton commun *Melolontha melolontha* L. (*Coleoptera Scarabaeidae*) en fonction de son activité. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **148,** 984-986 (avec B. HURPIN).

1955

21. Caractères bioclimatiques de divers biotopes du département de la Manche. *Assoc. fr. Avancement Sci., C. R. Congr.*, Caen (avec G. PORTIER).

1957

22. Caractères biologiques des *Locusta* de la faune de France et étude d'un exemple de diapause embryonnaire. *Thèse de Dr es-sciences naturelles, Faculté des sciences de Paris*, 160 p.
23. Exemple de dispersion par vol d'un insecte *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Thèse de Dr es-sciences naturelles*, Faculté des Sciences, Paris, 2e sujet.

1959

24. Etudes entreprises sur les Oscinies dans le cadre des recherches relatives aux immunités végétales à l'égard des insectes. *Meded. Landbouwhogesch. Opzoekingsstat. Gent*, **24,** 593-610.
25. Hivernation et zéro de développement chez l'Oscinie *Oscinella frit* L. (*Diptera Chloropidae*). In : The ontogeny of Insects. *Acta Symp. de Evolutione Insectorum*, Prague 1959, 270-276.
26. Caractères bioclimatiques du littoral occidental du Cotentin. Coll. « Dynamique des populations de doryphores et lutte biologique », Berlin, oct. 1959.
27. Persistance dans le département de la Manche de quelques foyers de doryphores à caractère épidémiologique. *Bull. Tech. Inform.*, **144,** 271-285 (avec. G. PORTIER).

1960

28. Ecologie et biologie des Oscinies. Journées Techniques de l'U.N.A.C., juin 1960.
29. Le rôle de la sélection et de l'adaptation animales dans l'étude des immunités végétales à l'égard des insectes. *Conf. Scient. pour la protection des plantes*, Budapest, 271-280.
30. Etude histologique de nématocécidies en microscopie de fluorescence. *Nematologica*, Suppl. 2, 144-148 (avec M. RITTER).

1961

31. Comportement de diverses graminées à l'égard de l'Oscinie et variations morphologiques de celle-ci en fonction du substratum alimentaire. *Ann. Epiphyties*, **12,** 433-444 (avec H. CHEVIN).

32. Enrobage insecticide d'avoine d'hiver et lutte contre les larves d'Oscinie en automne. *Phytiatrie-Phytopharm.*, **10,** 161-167 (avec H. CHEVIN et J. P. MOREAU).
33. Longévité, fécondité et nutrition de 2 diptères *Oscinella frit* L., *Hydrellia griseola* Fall. *Rev. Zool. agric. appl.*, **60,** 151-161 (avec H. CHEVIN et J. P. MOREAU).
34. Différences variétales de comportement dans la nature de quelques maïs hybrides vis-à-vis de l'Oscinie, *Oscinella frit* L. *Ann. Epiphyties*, **12,** 423-432 (avec J. P. MOREAU).
35. Recherche d'une méthode d'étude du comportement des maïs vis-à-vis des Oscinies. *Ann. Epiphyties*, **12,** 453-461 (avec A. VIJVERBERG).

1962

36. Les bases scientifiques des avertissements agricoles. In : Sous l'égide de l'O.E.P.P., dix années de collaboration franco-britannique pour la défense des îles anglo-normandes contre les invasions du doryphore. *Phytoma*, n° **142** 14-18.
37. Méthodes d'étude des populations de doryphores. *Ann. Epiphyties*, **13,** 337 (avec J. ARNOUX).
38. Enrobage insecticide des céréales d'hiver et lutte contre les larves migrantes d'oscinies en automne. *Meded. Landbouwhogesch. Opzoekingsstat. Gent*, **27,** 840-844 (avec J. P. MOREAU et H. CHEVIN).
39. Modifications morphologiques observées chez les Oscinies en fonction de la plante-hôte. *Ann. Nutrit. Alim.*, **16,** A239-A248 (avec J. P. MOREAU).

1963

40. Introduction à l'étude des fluctuations de populations chez les Insectes. *Rev. Zool. Agric. appl.*, **62,** 1-6.
41. Introduction à l'étude des fluctuations de population chez les Insectes. *Ann. Epiphyties*, **14,** 275-276.
42. Examen critique des méthodes d'étude de l'alimentation chez les Insectes. *Ann. Nutrit. Alim.*, **17,** A249-A282.
43. Utilisation d'indices morphométriques pour distinguer entre elles les Oscinies adultes nuisibles aux céréales. *C. R. Ac. Sci.*, **256,** 5402-5405 (avec H. CHEVIN).
44. Utilisation d'un hétéroptère Pentatomide *Perillus bioculatus* (F.) dans la lutte contre le Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* (Say). Premiers résultats obtenus en France. *Entomaphaga* ; **8,** 183-190 (avec G. PORTIER).
45. Examen critique d'une méthode de dénombrement de doryphores en plein champ. *Rev. Pathol. veg. Entomol. agric.*, **42,** 107-113 (avec J. ARNOUX).

1965

46. Quelques considérations d'ordre écologique et physiologique sur la diapause du doryphore *Leptinotarsa decemlineata* Say. *C. R. Soc. Biol.*, **159,** 2131.
47. Etudes au laboratoire des phénomènes de résistance à l'égard des Oscinies observées chez diverses lignées de maïs. *Proc. 13th Intern. Congr. Entomol.*, London, 1964, 534.

48. De l'histologie appliquée à l'insecte entier. I. Généralités. *Ann. Epiphyties*, **16,** 45-51 (avec C. BOULAY).
49. Action comparée de quelques milieux nutritifs artificiels sur la longévité et la reproduction du Criquet migrateur *Locusta migratoria* L. *C. R. Ac. Sci. Paris*, **260,** 5877-5880 (avec G. PETAVY).
50. Etude physiologique du développement d'un Diptère Ephydridae : *Hydrellia griseola* Fall. Nature chimique des substances digérées par la larve et coefficients d'utilisation digestive. *C. R. Ac. Sci, Paris*, **260,** 4074-4077 (avec G. STAVRAKIS).

1966

51. Variations, en fonction de l'âge, du pouvoir d'envol d'un insecte : *Leptinotarsa decemlineata* Say. (*Coleoptera, Chrysomelidae*). *C. R. Ac. Sci. Paris*, **263,** 913-916.
52. Analyse de la perte de rendement chez des maïs hybrides contaminés artificiellement par *Oscinella frit* L. *Meded. Rijksfac. Landbouwwet. Gent*, **31,** 706-716 (avec J. P. MOREAU).
53. Etude physiologique du développement d'un diptère Ephydridae *Hydrellia griseola* Fall. : Evolution biochimique chez la larve et la pupe. *C. R. Ac. Sci. Paris*, **263,** 136-139.

1967

54. Analyse, dans les conditions du laboratoire, de quelques faits observés chez plusieurs lignées de maïs contaminées artificiellement par l'Oscinie : *Oscinella frit* L. (*Diptera Chloropidae*). *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, NS, **3,** 663-671.
55. Impact des Arthropodes déprédateurs sur la production des végétaux cultivés. In : *Problèmes de Productivité biologique*, M. Lamotte et F. Bourlière éd., 199-220, Masson, Paris.
56. Etude expérimentale de quelques facteurs de variation du pouvoir d'envol d'un insecte *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Coleoptera Chrysomelidae*). *Ann. Epiphyies*, **18,** 109-110.
57. Description d'une méthode de mesure des échanges respiratoires chez l'insecte entier. *C. R. Soc. Biol.*, **161,** 999-1004 (avec N. HAWLITZKY).
58. Inhibition du comportement de ponte du Criquet migrateur (*Locusta migratoria* L.) provoquée par la salinité du sol. *C. R. Ac. Sci. Paris*, sér. D, **265,** 430-433 (avec J. JAILLET).
59. Etude au laboratoire du développement de la Pyrale *Plodia interpunctella* (Hubner). (*Lepidoptera, Phycitidae*). *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **72,** 157-166 (avec J. L. MORERE).
60. Examen de quelques aspects de la sensibilité et de la résistance à l'Oscinie (*Oscinella frit* L.) de jeunes plants de maïs. *Meded. Rijksfak. Landbouwwet. Gent*, **32,** 306-317.
61. Etude de l'équipement sensoriel de l'article distal des palpes chez la larve de *Locusta migratoria migratorioides* (F. et R.). *C. R. Ac. Sci. Paris*, sér. D, **265,** 1717-1720 (avec Y. SINOIR et C. BOULAY).

1968

62. Analyse expérimentale du comportement de ponte d'*Aglaostigma* (*Rhogogaster*) *aucupariae* (Klug.). *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **73,** 164-169 (avec H. CHEVIN et C. BOULAY).
63. Etude de l'équipement sensoriel du labre chez la larve de *Locustra migratoria migratorioides* (F. et R.). *C. R. Ac. Sci., Paris*, sér. D, **266,** 1505-1507 (avec Y. SINOIR et C. BOULAY).

1969

64. Etude de l'influence de congénères sur le comportement de ponte du Criquet *Locusta migratoria cinerascens* (Fab.). *C. R. Soc. Biol.*, **163,** 1078-1082 (avec H. LAUNOIS et H. LUONG).
65. Incidence de régimes alimentaires de type méridique et de la durée d'éclairement sur le développement larvaire du criquet migrateur *Locusta migratoria. Entomol. exper. appl.*, **12,** 670-697 (avec A. LENOIR).
66. Equipement sensoriel des mandibules de la larve du 1er stade de *Locusta migratoria* L. *C. R. Ac. Sci. Paris*, sér. D, **268,** 2907-2910 (avec A. LOUVEAUX).
67. Les méthodes de piégeage des invertébrés. In : LAMOTTE et BOURLIERE : Problèmes d'écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres, 55-96, Masson, Paris (avec M. ROTH pour la 2e partie : Les pièges à eau).

1970

68. Nervous input and sensory receptors in relation to food selection in the african migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Proc. Intern. Study Conf. Current and Future Probl. Acridol.*, London, 53.

1971

69. Etude de quelques facteurs intervenant dans la prolifération de 2 espèces d'Oscinies *Oscinella frit* L. et *Oscinella pusilla* Mg. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **3,** 347-359 (avec H. CHEVIN, Y. DURAND et J. P. MOREAU).

1972

70. Physiological characteristics of the embryonic diapause of the migratory locust *Locusta migratoria gallica* Rem. I. Respiratory metabolism and diapause intensity. Insect endocrines III, Academia Praha, 79-88. *Symp. Intern. Endocrinol. Insectes*, Brno, 1966.
71. Etudes biologiques. Visite d'expert-conseil à Madagascar, 19.7-31.8.1972. Programme des Nations-Unies pour le Développement. Projet relatif aux recherches sur le criquet migrateur malgache, No PNUD (FS) MML/BIO/2, FAO. 18 p.
72. Recherches acridiennes à Madagascar. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, no H.S., 9-13, I.N.R.A., Paris.

1973

73. Etudes biologiques. Visite d'expert-conseil au Mali, 20.12.1972-8.1.1973. Programme des Nations-Unies pour le développement. Projet relatif aux recherches sur le criquet migrateur africain. N° PNUD (FS) AML/BIO/3, FAO. 12 p.
74. Nutrition du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. (*Orthoptera Acrididae*). I. Comportement alimentaire, survie et variation pondérale en fonction de quelques substances. *Rev. Comport. anim.*, **7,** 203-218 (avec A. M. MAINGUET).
75. Nutrition du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. (*Orthoptera Acrididae*). II. Excrétion azotée en fonction de divers aliments. *Arch. Sci. Physiol.*, **27,** 91-113 (avec A. M. MAINGUET).

1974

76. Nutrition du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. (*Orthoptera Acrididae*). III. Etude quantitative de l'ingestion et de l'absorption intestinale. *Ann. Nutrit. Aliment.*, **28,** 437-462 (avec A. M. MAINGUET).

1976

77. Finding of feeding and egg-laying sites by the migratory locust *Locusta migratoria* L., *Symp. Biol. Hung.*, **16,** 137 (avec H. LAUNOIS).
78. Etude expérimentale de l'activité locomotrice du criquet migrateur malgache dans la nature. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, NS, **12,** 433-451 (avec M. LAUNOIS et M. LECOQ).
79. Variation de la formule hémocytaire et du volume d'hémolymphe chez la chenille de *Pieris brassicae* L. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* ; **8,** 1-12 (avec M. M. BREUGNON).
80. Influence d'une alimentation artificielle de type méridique sur divers caractères biologiques du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* Forsk. *C. R. Ac. Sci. Paris*, sér. D, **282,** 473-475 (avec R. TIRA).

1977

81. Stimulation, par la sinigrine, de la prise de nourriture du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* Forsk. (*Orthoptera Acrididae*). *C. R. Ac. Sci. Paris*, sér. D *284*, 573-576 (avec R. TIRA).
82. Biologie du Doryphore. O.E.P.P., Paris, sous presse (44 p. dactylographiées) (avec A. LOUVEAUX).

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2).

# Chronique des livres

ANDERSON (J. E.), KAYA (H. K.). — *Perspectives in forest entomology*, London, New York, San Francisco, Academic Press, 1976, 428 p.

En 20 chapitres confiés à des spécialistes des domaines traités, dont beaucoup appartiennent à la Connecticut Agricultural Experiment Station de New-Haven, où un colloque sur la lutte intégrée en forêt fut organisé en 1975 à l'occasion de son centenaire, cet ouvrage, de typographie agréable et abondamment illustré, fait le point des connaissances et des orientations de recherches en matière d'entomologie forestière, à partir des communications présentées.

Les 5 premiers chapitres sont consacrés à la description du milieu forestier dans l'Est des Etats-Unis et plus spécialement dans le Connecticut : les différents types de milieux boisés, leur évolution depuis le début du XVII$^{e}$ siècle, les pratiques silvicoles et leurs répercussions sur les ravageurs (en prenant l'exemple de *Dendroctomus brevicornis*, *Dendroctomus ponderosae* et *Choristoneura fumiferana*). Les 2 plus importantes sections comportant chacune 7 chapitres développent d'une part les travaux sur le comportement des insectes forestiers, notamment *Lymantria dispar*, et les phéromones ; d'autre part, les études sur la lutte biologique, parasites et germes entomopathogènes. Dans les deux cas les conceptions, les méthodologies, les exemples et les résultats exposés à propos d'insectes forestiers ont une portée très générale. Ils fournissent aux auteurs des rapports, tels que R.M. Weseloh, W.L. Roelofs, P. S. Messenger, Y. Tanada, l'occasion de faire un bilan des données actuelles sur le comportement des parasites d'insectes forestiers, sur les phéromones des Lépidoptères, sur les théories énoncées pour l'introduction de parasites, sur l'écologie des virus d'insectes par exemple.

Des sujets plus forestiers sont également traités : historique et inventaire des introductions de parasites de *L. dispar* aux Etats Unis, parasites d'œufs de Lépidoptères défoliateurs forestiers, phéromone attractive de *Scolytus multistriatus*, utilisation d'une phéromone pour la lutte contre *L. dispar*, essais de lutte intégrée en forêt en Europe.

Ce livre intéresse donc non seulement les entomologistes forestiers mais aussi les chercheurs et techniciens chargés du développement de la lutte biologique. Par l'importante documentation réunie par les auteurs (plus de 1 300 références) et par l'analyse qu'ils en ont faite, ce volume constitue une source d'informations qui sera désormais très souvent utilisée.

B. HURPIN,

28 décembre 1976.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2).

# Contents

L. GAUMONT. — The economic importance of Aphids ..... 173

J. RIOM and J. P. FABRE. — Behaviour of *Matsucoccus feytaudi* Duc ..... 181

S. POITOUT, R. BUES. — The development of *Mamestra oleracea* (*Noctuidae, Hadeninae*) : Characteristics depending from larval rearing conditions (temperature, lighting time). Evidence of a Summer type diapause in the Rhone's low valley population ..... 211

S. POITOUT, R. BUES. — Comparative study of the nymphal summer diapauses existing in the Rhone's low valley populations of two *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra brassicae* L., *Mamestra oleracea* L.) ..... 225

S. POITOUT, R. BUES. — Some genetical aspects of the heterogeneity in the summer diapause manifestation among the european populations of two Lepidoptera *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleraceae* L. and *Mamestra brassicae* L.). ..... 235

R. RIVOAL. — Identification of biological races of *Heterodera avenae* Woll. in France ..... 261

G. E. HANIOTAKIS. — Male olive fly attraction to virgin females in the field ..... 273

A. G. MANOUKAS, B. MAZOMENOS. — Effect of antimicrobials upon eggs and larvae of *Dacus oleae* (*Diptera. Tephritidae*) and the use of propionates for larval diet preservation ..... 277

B. SIGWALT, S. MICHELAKIS, and V. ALEXANDRAKIS. — Over-wintering of *Dacus oleae* GmeL in pupal stage ..... 287

G. E. HANIOTAKIS, N. AVTZIS. — Mortality in *Dacus oleae* (Gmelin) through infection with *Pseudomonas putida* ..... 299

M. STENGEL, J. VOEGELE and J. W. LEWIS. — *Trichogramma*, V. b. Winter survival of *Trichogramma evanescens* Westw. moldavian strain and discovery of T. *cacoeciae* Mar. on egg layings of *Ostrinia nubilalis* Hübn. under the agro-climatic conditions of Alsace ..... 313

J.-G. POINTEL. — Study of the external genital organ of the *Trichogramma's* males with a scanning electronic microscope ..... 319

G. STREBLER. — The regulation of Lucerne flower midge (*Contarinia medicaginis* Kieffer) population under overcrowding ..... 343

R. CHAUVIN. — An apparatus for air temperature integration ..... 351

M. HALLAIRE. — The signification of measurement ..... 353

Necrology ..... 357

Books review ..... 365

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

*Au début de chaque mémoire*, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

*Les mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions ;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs. les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

*Les travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français. mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

*Pour les autres documents* (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

*Les références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

*Pour les articles :* le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

*Pour les ouvrages :* le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

*Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part.* Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

*Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

*Photographies :* Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

*Envoi du manuscrit :* M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

*Correction des épreuves :* les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

*Le Directeur de la publication :* M. L. CAGNAC

---

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS — 7-1977

---

*Dépôt légal : 3e trimestre 1977. N° d'impression : 24536*

CPPAP n° 47721

# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

## PÉRIODIQUES

| TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1977 | France | Étranger | Le N° |
|---|---|---|---|
| ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an | 270 F | 296 F | 65 F |
| ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 nos par an | 270 F | 296 F | 65 F |
| ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an | 210 F | 232 F | 65 F |
| ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an | 210 F | 232 F | 65 F |
| ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an | 125 F | 140 F | 85 F |
| ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 nos par an (1) | 270 F | 296 F | 65 F |

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* doivent être adressés à : « Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 60 F — Étranger sauf R. F. A. : 70 F
— Le numéro : France : 20 F — Étranger sauf R. F. A. : 25 F

## DERNIERS OUVRAGES PARUS

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon 0-12 et notice explicative,** par **J. Chrétien.**
218 p. et une carte, 1977 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative,** par **J. Séguy.**
152 p. et une carte, 1975 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative,** par **G. Callot.**
171 p. et une carte, 1975 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative,** par **J. C. Favrot.**
177 p. et une carte, 1974 ..... **53,50 F**

**Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative,** par **J. Portier.**
107 p. et une carte, 1974 ..... **53,50 F**

**Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.**
141 p., 1974 ..... **52,00 F**

**L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.**
266 p., 1974 ..... **35,00 F**

**Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.**
762 p., 1973 ..... **150,00 F**

**Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français,** par **R. Cousin.**
111 p. et 140 fiches, 1974 ..... **150,00 F**

**Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae),** par **J. M. Gourreau.**
223 p., 1974 ..... **85,00 F**

**Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté,** par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 ..... **58,85 F**

**Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.**
258 p., 1973 ..... **120,00 F**

**Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition INRA-CNRS**
549 p., 1973 ..... **160,50 F**

**Recherches acridiennes à Madagascar.**
262 p., 1972 ..... **80,00 F**

**IVe Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.**
211 p., 1972 ..... **60,00 F**

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

*Ann. Zool. Écol. Anim.*, 1977, **9** (2).

# Table des matières

L. GAUMONT. — L'importance économique des Aphides ..... 173

J. RIOM et J. P. FABRE. — Etude biologique et écologique de la Cochenille du Pin maritime dans le Sud-Est de la France. II. Régulation du cycle annuel. Comportements des stades mobiles ..... 181

S. POITOUT et R. BUES. — Caractéristiques du développement de *Mamestra oleracea* L. (*Noctuidae*, *Hadeninae*) en fonction des conditions (température, temps d'éclairement) d'exposition des chenilles. Mise en évidence d'une diapause de type « estival » dans la population de la basse vallée du Rhône ..... 211

S. POITOUT et R. BUES. — Etudes comparées des diapauses nymphales estivales existant dans les populations de basse vallée du Rhône de 2 *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra brassicae* L., *Mamestra oleracea* L.) ..... 225

S. POITOUT et R. BUES. — Quelques aspects génétiques de l'hétérogénéité de manifestation de la diapause estivale dans les populations européennes de 2 Lépidoptères *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.) ..... 235

R. RIVOAL. — Identification des races biologiques du nématode à kystes des céréales, *Heterodera avenae* Woll., en France ..... 261

George E. HANIOTAKIS. — Male olive fly attraction to virgin females in the field (Attraction des mâles de la mouche de l'olive pour les femelles vierges dans la nature) ..... 273

A. G. MANOUKAS et B. MAZOMENOS. — Effect of antimicrobials upon eggs and larvae of *Dacus oleae* (*Diptera*, *Tephritidae*) and the use of propionates for larval diet preservation. (Action d'antiseptiques sur les œufs et les larves de *Dacus oleae* (Diptera, Tephritidae) et utilisation des propionates pour la conservation des milieux nutritifs larvaires) ..... 277

B. SIGWALT, S. MICHELAKIS et V. ALEXANDRAKIS. — L'hivernation de *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., Tephritidae) à l'état de pupe ..... 287

Georges HANIOTAKIS et N. AVTZIS. — Mortality in *Dacus oleae* (Gmelin) though infection with *Pseudomonas putida* (Mortalité de *Dacus oleae* par infection par *Pseudomonas putida*) .... 299

M. STENGEL, J. VOEGELE et J. W. LEWIS. — Les Trichogrammes. V.b. Survie hivernale de *Trichogramma evanescens* Westw. souche moldave et découverte de *T. cacoeciae* Mar. sur pontes d'*Ostrinia nubilalis* Hübn. dans les conditions agroclimatiques de l'Alsace ..... 313

J.-G. POINTEL. — L'appareil génital externe des mâles de trichogrammes (*Hym. Trichogrammatidae*). Étude en microscopie électronique à balayage ..... 319

Gérard STREBLER. — La régulation des populations de la Cécidomyie des fleurs de la Luzerne (*Contarinia medicaginis* Kieffer) sous l'effet du groupement ..... 343

Rémy CHAUVIN. — Sur un appareil très simple permettant d'intégrer les températures de l'air. 351

M. HALLAIRE. — Note sur la signification physique et biologique de la mesure ..... 353

Nécrologie ..... 357

Chronique des livres ..... 365

*Les Annales de Zoologie, Ecologie animale figurent dans Current Contents*

I.N. 7-036025-5